
Stanford University Libraries
3 6105 010 625 732

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

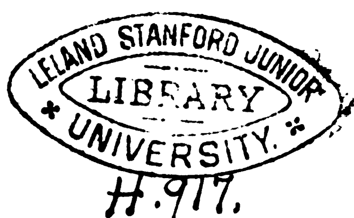
PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME II

PARIS
G. MASSON, ÉDITEUR
LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1896


LELAND STANFORD JUNIOR
LIBRARY
UNIVERSITY.
H.917.

DU ROLE DE L'ANATOMIE

POUR LA DISTINCTION

DES ESPÈCES CRITIQUES OU LITIGIEUSES

Par M. PAUL PARMENTIER

I. — Il y a plusieurs années que cette délicate et importante question est l'objet de mes recherches assidues. Je n'ai rien négligé pour lui donner toute l'étendue, la clarté et la précision qu'elle comporte.

Avant d'exposer l'analyse de quelques formes critiques ou litigieuses, je vais énumérer les conclusions qui s'en dégagent.

A. Au point de vue général :

1° L'anatomie joue un rôle très effectif, non seulement dans la détermination des espèces critiques ou litigieuses, mais encore dans la subordination, la détermination et l'étude des groupes plus étendus (genres, familles, etc.).

2° Elle est un facteur sérieux et indispensable de la méthode naturelle de classification.

3° L'anatomie employée seule dans les questions taxinomiques est une erreur aussi grave que celle qui consiste à n'appliquer exclusivement que des caractères morphologiques.

4° La combinaison judicieuse des caractères anatomiques et morphologiques constitue la seule et vraie méthode de la botanique systématique.

B. Au point de vue particulier :

1° Sachant que deux espèces voisines sont aussi bien caractérisées par l'anatomie que par la morphologie, la déter-

mination d'une forme critique ne saurait être établie sûrement sans la méthode de comparaison. Cette méthode consiste à faire l'anatomie de la plante critique, puis celle de toutes les espèces et variétés voisines, et enfin de comparer les résultats obtenus dans l'un et l'autre cas.

2° Dans cette étude comparative, il y a lieu de tenir compte de la valeur intrinsèque de toutes les données, soit histologiques soit morphologiques. Un caractère *qualitatif* doit toujours primer un caractère *quantitatif*.

3° Une plante critique ou litigieuse ne saurait être qualifiée du titre d'*espèce*, si elle ne diffère de l'une de ses voisines que par des caractères quantitatifs et aussi si elle lui est reliée par des formes de passage non *hybrides*. En d'autres termes, on peut dire que « l'espèce est l'ensemble des végétaux qui ne diffèrent entre eux que par la nature *qualitative* des caractères épharmoniques (1) ».

4° Un caractère qualitatif, reconnu constant et acquis, est nécessaire et suffisant pour donner à une forme végétale son rang spécifique.

5° Si la plante critique ou litigieuse considérée ne diffère de l'une des espèces voisines que par des caractères d'adaptation au milieu physique, elle n'est qu'une variété ou qu'une forme secondaire de cette dernière.

6° Si elle en diffère, par exemple, soit par la structure de l'appareil stomatique ou des poils, soit par l'existence de formes cristallines nouvelles, soit par la nature de son mésophylle, soit par la structure des faisceaux libéro-ligneux foliaires ou caulinaires, soit enfin par tout autre caractère important tiré du pollen, de l'ovaire et de la fleur en général, on peut affirmer, sans exagération, qu'on a affaire à une bonne espèce.

Les principaux caractères de l'espèce tirée de l'anatomie:

(1) Cette définition répond aux *desiderata* de la botanique descriptive actuelle; mais, dans un sens plus général et plus conforme à l'origine et à la valeur intrinsèque du type spécifique, on doit lui préférer la suivante : « L'espèce est l'ensemble des végétaux qui ne diffèrent entre eux que par des caractères épharmoniques. »

1° *De la feuille*, sont : La présence ou l'absence générale de cristaux; la présence ou l'absence de cristaux dans l'épiderme : la nature seule des dessins cuticulaires ; l'épiderme simple ou multiple ; la présence ou l'absence d'hypoderme ; la structure centrique, subcentrique ou bifaciale du mésophylle ; la présence ou l'absence des réservoirs vasiformes (1), de fibres parcourant le mésophylle, de cellules scléreuses, avec mode d'accroissement et localisation de ces dernières ;

2° *De la tige*, sont : Le plan ligneux en général ; la présence ou l'absence de périderme, de fibres mécaniques, de cellules scléreuses, de cristaux, ainsi que la localisation de ces divers éléments; la forme et l'orientation des cellules des parenchymes conjonctifs, etc.

II. Examen de quelques plantes critiques ou litigieuses (2).

1. *Viola hirta* L., *V. odorata* L., *V. permixta* Jord. et *V. alba* Bess.

Parmi ces quatre Violettes deux sont nettement caractérisées morphologiquement : ce sont deux espèces linnéennes. Mais les deux autres (*V. permixta* et *alba*) ont avec les premières des rapports si étroits, notamment *V. permixta*, qu'il y a bien lieu de mettre en doute la valeur spécifique qui leur a été donnée par de nombreux botanistes. M. John Briquet (3) considère le *V. permixta* comme un

(1) Vesque a donné le nom de « réservoirs vasiformes » à des éléments lignifiés, à parois peu épaissies, ponctuées, qui se trouvent ordinairement par petits groupes à l'extrémité des dernières ramifications des faisceaux fibro-vasculaires de la feuille et qui, remplis d'eau lorsque la plante est en réplétion aqueuse, cèdent ce liquide aux tissus parenchymateux en cas de sécheresse (in *Ann. agronom.*, t. VIII, p. 21, 1882).

(2) On rencontrera de nombreux autres exemples dans les ouvrages suivants : Parmentier, 1° *Histologie comparée des Ébénacées;* nombreux graphiques et 4 pl., 1892 (libr. Masson, Paris); 2° *Histoire des Magnoliacées;* nombreux graphiques et 5 pl., 1896 (in Bull. scient. de France et de Belgique, t. XXVII, 2e partie); 3° *Recherches sur les Épilobes de France*, graph. et 2 pl., 1895 (Revue générale de botanique, 1896).

(3) J. Briquet, *Le mont Vuache. Étude de floristique* (Bull. Soc. bot. Genève, VII, année 1889-94).

hybride des *V. hirta* et *odorata* Reichb. M. le Dr Gillot partage la même opinion, depuis surtout qu'il a pu reconnaître la stérilité de cette plante et sa croissance *exclusive* au milieu des espèces qui lui servent de parents.

L'étude anatomique de ces quatre *Viola*, faite sur tous les organes végétatifs, fait ressortir admirablement leurs affinités et leur valeur taxinomique. Les caractères internes sont en parfaite concordance avec les caractères morphologiques.

Le *V. hirta*, absolument dépourvu de stolons, a son mésophylle homogène, composé de 5-6 assises de cellules, la supérieure un peu plus épaisse que les autres et représentant le parenchyme dense. Les cellules de ce dernier sont à peine deux fois plus hautes que larges ; ce ne sont pas de vraies palissades. Les épidermes foliaires sont recticurvilignes et formés par de larges cellules, d'une épaisseur moyenne de 21 μ; tous deux sont pourvus de stomates. Des poils simples, 1-sériés, longs, à parois finement verruqueuses, existent sur le pétiole, la face inférieure de la nervure médiane et les nervures secondaires; ils sont nuls partout ailleurs. La feuille est dépourvue de cristaux en oursins.

Le pédoncule floral comprend quatre petits faisceaux libéro-ligneux disposés en ovale. De nombreux petits cristaux en oursins existent dans le parenchyme cortical et la moelle de la tige.

Le *V. odorata* L., qui est muni de stolons radicants, diffère du précédent : 1° par l'existence sur les deux épidermes foliaires de nombreux poils semblables aux précédents, les uns longs et les autres de moitié plus courts, et de gros oursins dans tout le mésophylle ainsi que le parenchyme cortical du pétiole; 2° par quelques petits poils simples, 1-cell., sur le pédoncule floral et la réduction (?) des quatre faisceaux libéro-ligneux de cet organe à deux seulement.

Comme on le voit, ces deux Violettes sont faciles à distinguer ; malgré cela, elles ont entre elles d'étroits rapports

de ressemblance ou d'affinités fournis par leur mésophylle de même nature et sensiblement de même épaisseur (celui du *V. odorata* tend cependant à devenir bifacial en certains endroits), par leur appareil stomatique, la forme et l'aspect des poils, les parenchymes conjonctifs de la feuille et de la tige, le plan ligneux du bois de ce dernier organe et de la racine. Chez toutes deux, de petits oursins abondent dans le parenchyme cortical et la moelle de la tige.

Le *V. permixta* Jord. revêt à la fois des caractères du *V. hirta* et du *V. odorata* L. Son mésophylle est absolument dépourvu d'oursins comme celui du *V. hirta*, mais les nervures des deux épidermes portent d'assez nombreux petits poils 1-cell., coniques, rappelant en miniature ceux du *V. odorata*. Le pédoncule floral possède quatre faisceaux libéro-ligneux et quelques oursins dans sa moelle.

La structure générale de cette plante est identique à celle des précédentes. Cette remarque s'étend à toutes les Violettes examinées par moi. La nature du sol, granitique ou calcaire, n'exerce, dans le cas actuel, aucune influence nettement marquée sur les divers tissus.

L'hybridité du *V. permixta* ne semble donc faire aucun doute, et je me rattache à l'opinion de MM. le D[r] Gillot et J. Briquet.

Quant au *V. alba*, je le considère comme une sous-espèce de *V. odorata*, dont il possède presque tous les caractères anatomiques. Son mésophylle est, cette fois, nettement bifacial, une assise de larges palissades en remplit le tiers environ. Les stomates sont très rares sur l'épiderme supérieur. Les poils sont nombreux sur les deux épidermes, ainsi que les oursins dans le mésophylle. Les stolons et la tige offrent respectivement la même structure. Les oursins sont très abondants dans la tige, très rares dans les stolons, et nuls dans la racine, ainsi que cela a lieu chez *V. odorata*. Le pédoncule floral paraît glabre. N'était la nature du mésophylle, je ramènerais volontiers le *V. alba* au rang de variété du *V. odorata*.

2. *Hypericum humifusum* L.; b.-var. *ambiguum* Gill.; *H. linarifolium* Vahl. et *H. australe* Ten.

Les opinions des floristes sont partagées sur la valeur spécifique de ces diverses formes. Les uns, comme T. Puel (1), affirment que l'*H. linarifolium* est une des espèces les mieux caractérisées du genre. Les autres, notamment MM. Legué (2) et Dr Gillot (3), reconnaissent au contraire qu'entre cet *Hypericum* et l'*H. humifusum* il existe des formes intermédiaires qui semblent les relier. M. le Dr Gillot considère ces deux plantes « comme deux formes extrêmes d'un même type spécifique, reliées par les intermédiaires que Legué a signalées et pour lesquelles M. Gillot a adopté l'épithète d'*ambiguum*, car il en est dont les affinités avec l'une ou l'autre espèce sont presque impossibles à préciser, contrairement à l'affirmation de Puel ».

Quant à l'*H. australe*, ajoute plus loin ce botaniste, « il y aurait peut-être lieu de le rattacher aussi au type *humifusum*, dont il pourrait être considéré comme une sous-espèce ou race *austro-méridionale*, tandis qu'*H. linarifolium* Vahl. en serait une sous-espèce ou race occidentale ». L'opinion de ce savant est très séduisante et mérite qu'on l'examine sérieusement.

Voici ce que nous fournit l'anatomie de tous ces types faite sur des échantillons nombreux et de provenances diverses :

1. *H. humifusum* (type spécifique).

Mésophylle *subcentrique*, d'une épaisseur de 63 μ, comprenant 3-4 assises de cellules avec palissades sur ses deux faces; les supérieures très longues et embrassant les deux tiers du mésophylle ; parenchyme spongieux très réduit. Épidermes foliaires recticurvilignes et lisses; le supérieur

(1) T. Puel, *Revue critique de la flore du département du Lot* (Bull. Soc. bot. fr., VIII (1861), p. 467).

(2) L. Legué, *Note sur trois plantes de la Sarthe* (Bull. Soc. bot. fr., XXXVIII (1891), p. 203).

(3) Dr Gillot, *Observat. sur quelques plantes critiques du centre de la France* (in Rev. de bot., mars 1892).

épais de 16 μ, l'inférieur de 10; stomates sur les deux épidermes, longs de 23 μ, plus petits que les cellules voisines, répondant au type *crucifère*. Des cellules oléifères existent dans le mésophylle et le liber de la tige. Poils et cristaux nuls (1). Parenchyme cortical de la tige comprenant 5-6 assises de larges cellules à parois minces.

2. *H. humifusum*, var. *ambiguum*.

Mésophylle bifacial, d'une épaisseur de 53 μ, comprenant 4 assises de cellules, la supérieure transformée en palissades occupant la moitié environ du mésophylle. Épiderme foliaire supérieur recticurviligne, d'une épaisseur de 18 μ, l'inférieur subonduleux, épais de 13 μ. Stomates (même type) sur les deux épidermes, d'une longueur de 21 μ, plus petits que les cellules voisines. Cellules oléifères nulles dans le mésophylle et la tige, excepté dans le liber des faisceaux des nervures.

Pédoncule floral identique à celui de l'*H. humifusum*.

Parenchyme cortical de la tige comprenant ordinairement 5-6 assises de petites cellules.

3. *H. linarifolium* (2).

Mésophylle bifacial, d'une épaisseur de 103 μ, formé par 4-5 assises de cellules, la supérieure transformée en très longues palissades remplissant environ la moitié du mésophylle. Épidermes foliaires recticurvilignes, d'une épaisseur moyenne de 19 μ. Stomates nuls sur l'épiderme supérieur (même type), longs de 28 μ, plus petits que les cellules voisines. Cellules oléifères n'existant que dans le liber des faisceaux libéro-ligneux des nervures.

Parenchyme cortical de la tige comprenant ordinairement 4 assises de cellules plus ou moins collenchymatoïdes et aplaties.

Pédoncule floral identique aux précédents.

4. *H. australe*.

(1) Je ne cite que les caractères les plus importants et les seuls sur lesquels portent des différences.

(2) Spécimens authentiques de l'ouest de la France.

Mésophylle bifacial, d'une épaisseur de 60 μ, comprenant 4 assises de cellules, les supérieures transformées en très longues palissades qui remplissent la moitié et parfois les deux tiers du mésophylle. Épidermes foliaires recticurvilignes, l'inférieur parfois subonduleux, d'une épaisseur de 16 μ, l'autre de 22 μ. Stomates nuls sur l'épiderme supérieur, longs de 23 μ, plus petits que les cellules voisines (même type).

Parenchyme cortical de la tige comprenant une dizaine d'assises de cellules allongées tangentiellement et assez larges. De rares cellules oléifères existent dans le liber de la tige, et ne se rencontrent normalement que dans le liber des faisceaux libéro-ligneux foliaires.

Pédoncule floral identique aux précédents.

De cet exposé sommaire, il résulte que l'*H. humifusum* est nettement caractérisé par la nature subcentrique de son mésophylle, tandis que les autres ont entre eux une ressemblance assez étroite; ils ne diffèrent que par de faibles caractères épharmoniques.

Les formes *ambiguum* considérées comme variétés de l'*H. humifusum* se rapprochent au contraire davantage des autres types, *linarifolium* et *australe*.

Ces quatre *Millepertuis* ont une très grande affection pour la lumière, l'*H. humifusum* surtout. Le plan ligneux de leur tige fistuleuse est uniforme ; la nature de leurs parenchymes conjonctifs est respectivement la même ; les pédoncules floraux peuvent se confondre ; les stomates répondent au même type ; poils et cristaux font partout défaut : d'où étroite parenté. Et si l'on considère en outre les amples changements morphologiques de l'*H. humifusum*, notamment ses formes dressées (*ambiguum*), on comprendra aisément qu'il y a bien lieu de ramener au rang de races régionales les *H. australe* (race austro-méridionale) et *H. linarifolium* (race occidentale) et de considérer l'*H. humifusum* comme devant être leur véritable type spécifique.

Je fais néanmoins une réserve, non sur les affinités étroites

de ces plantes, qui sont indiscutables, mais sur leur filiation, car il me semble moins naturel de faire descendre les *H. linarifolium* et *australe* de l'*H. humifusum*, que celui-ci de l'un des deux autres, à cause précisément de la nature qualitative de son mésophylle. L'anatomie complète du genre serait seule de nature à m'éclairer sur ce point.

Hypericum quadrangulum L. et *H. Desetangnii* Lamotte.

Le premier est une plante montagnarde qui descend rarement en plaine (forêt de Chaux, Jura); le second appartient franchement à la plaine et aux coteaux. Si ces deux plantes *affines* offrent d'assez grandes ressemblances morphologiques elles sont nettement caractérisées anatomiquement.

L'*H. quadrangulum*, le plus hélio-xérophile, a notamment son mésophylle subcentrique, d'une épaisseur de 96 μ, et des stomates sur les deux épidermes de la feuille.

L'*H. Desetangnii* a le mésophylle bifacial, d'une épaisseur de 63 μ, et des stomates seulement sur l'épiderme inférieur. Il y a lieu de maintenir, dans la Flore, ces deux plantes au même titre spécifique.

3. *Geum Billieti* Gill. = *Geum rivali* × *montanum* Gill.

Avant de comparer anatomiquement cet hybride avec ses parents, je crois utile de rappeler sommairement quelques observations de M. le Dr Gillot.

« J'ai décrit en 1886, dit ce botaniste, dans le *Bulletin de la Société botanique de France*, t. XXXIII, p. 549, les formes hybrides issues du croisement des *Geum rivale* L. et *G. montanum* L., et d'autant plus intéressantes que cette dernière espèce a été classée par plusieurs auteurs (Wildenow, Sprengel, Nyman, etc.) dans un genre distinct, *Sieversia*. Mais, comme les hybrides sont fort rares entre deux genres différents, le fait même de ces croisements est une forte présomption en faveur de l'affinité de ces espèces et du peu de valeur du genre *Sieversia*. J'ai cherché à préciser les caractères qui permettent de distinguer ces hybrides d'après le rôle présumé des parents ; mais rien n'est plus incertain, et

il est préférable, d'après les règles exposées par De Candolle et généralement adoptées (*Lois de la nomenclature botanique*, 2e édit. 1887, art. 37, p. 23 et 43), lorsque l'origine de l'hybride n'est pas démontrée par voie d'expérience, d'employer un nom analogue aux noms spécifiques ordinaires. » C'est pourquoi M. le Dr Gillot a appelé son nouvel hybride, *Geum Billieti*, en souvenir du botaniste P. Billiet ; avant cela il le distinguait sous la dénomination de *G. rivali* × *montanum*, et croyait que le *G. montanum* avait fourni le pollen, parce que l'hybride lui ressemblait davantage. Cette opinion, qui consiste à accorder au père un rôle prépondérant, n'est pas généralement acceptée ; M. le Dr Gillot le reconnaît lui-même.

Les hybrides des *Geum rivali* et *montanum* mis en culture, ont, au début, « présenté des formes quelque peu différentes et en partie fertiles, et se sont reproduits de graines. Les semis qui ont été faits ont abouti à des produits uniformes qui se sont maintenus depuis dix ans » et que M. le Dr Gillot a désignés sous le nom de *G. Billieti*.

Les principaux caractères anatomiques du *Geum montanum* sont les suivants : Identité parfaite des épidermes foliaires (recticurvilignes). Abondance de poils longs, simples, 1-cellulaires, implantés sur une émergence formée par l'épiderme et les deux ou trois assises du parenchyme sous-jacent. Existence, surtout sur l'épiderme inférieur, de petits poils claviformes, 1-sériés. Nombreux et gros cristaux en oursins dans le mésophylle et le parenchyme cortical des nervures et du pétiole. Épaisseur du mésophylle égale à 186 μ, comprenant 7-8 assises de cellules, les 2-3 supérieures transformées en palissades qui remplissent environ la moitié de ce mésophylle.

Les caractères anatomiques du *Geum rivale* sont les suivants : Épiderme supérieur recticurviligne, l'inférieur onduleux. Poils longs et poils claviformes 1-sériés nuls sur la feuille, les premiers très rares sur le pétiole. Petits poils simples 1-cell. existant seulement sur la face inférieure des nervures et sur le pétiole. (Ces poils se rencontrent aussi en

abondance chez le *G. montanum.*) Cristaux en oursins très rares ou nuls. Épaisseur du mésophylle égale à 113 μ, comprenant 5-6 assises de cellules, la supérieure seule différenciée en palissades qui remplissent un peu plus du tiers de l'épaisseur de ce mésophylle.

Le *G. Billieti*, dépourvu de tout caractère *qualitatif spécifique*, se rapproche du *G. montanum :* 1° par ses trois sortes de poils ; 2° par l'épaisseur de son mésophylle (153 μ) et le nombre de ses assises palissadiques ; 3° par les faibles dimensions de ses cellules épidermiques.

D'autre part, il se rapproche du *G. rivale :* 1° par la structure des épidermes foliaires ; 2° par la très grande rareté ou l'absence de cristaux en oursins ; 3° par le nombre des assises de son mésophylle (5-6).

On voit donc que cet hybride possède à la fois des caractères anatomiques propres à ses deux parents, mais que, sans contredit, les plus importants sont ceux rencontrés chez le *G. montanum.* L'étude morphologique avait déjà permis de constater que le *G. Billieti* offrait une ressemblance plus grande avec le *G. montanum* qu'avec le *G. rivale.* Cette confirmation fournie par l'anatomie a encore, dans ce nouvel exemple, une certaine éloquence !

Quant aux rapports d'affinités qu'ont entre elles ces trois formes, ils sont fournis et affirmés : 1° par les petits poils simples et 1-cell., que l'on rencontre surtout sur le pétiole ; 2° par la caractéristique du pétiole, la disposition et le nombre des faisceaux libéro-ligneux de cet organe ; 3° par la structure identique des parenchymes corticaux de la nervure médiane et du pétiole ; 4° par l'absence de lacunes dans le parenchyme spongieux.

Le *G. Billieti* possède une héliophilie à peu près égale, sinon inférieure à celle du *G. montanum*, mais une xérophilie plus faible et sensiblement égale à celle du *G. rivale.* Ce dernier est le moins xérophile.

3 *bis. Geum intermedium* Ehrh. = *G. rivale* × *urbanum.*

Les principaux caractères anatomiques du *G. urbanum* sont les suivants : Épiderme supérieur recticurviligne et dépourvu de stomates ; l'inférieur onduleux et avec stomates nombreux. Poils de trois sortes : les premiers, les plus importants, sont longs, simples, 1-cell., à parois robustes, lisses, à lumen oblitéré, excepté à la base où il est rempli d'une substance brun marron. Ces poils sont nombreux sur le limbe foliaire, surtout à sa face inférieure. Les seconds sont identiques aux premières, mais très courts; on les rencontre notamment sur les bords de la feuille, l'épiderme supérieur et le pédoncule floral. Enfin les troisièmes sont 1-sériés (3-cell.), claviformes, à parois minces, diaphanes et imprégnées d'une substance jaune brun. Ces poils existent surtout sur les nervures. Nombreux et gros oursins dans le mésophylle et à la périphérie de la moelle de la tige. Mésophylle bifacial, d'une épaisseur de 87 μ, comprenant 5-6 assises de cellules, la supérieure transformée en palissades qui remplissent environ la moitié du mésophylle.

La tige et le pédoncule floral ne révèlent rien de particulier qui ne soit commun aux autres *Geum*.

Les caractères anatomiques du *G. rivale* ont été énumérés plus haut.

Le *G. intermedium* Ehrh., dépourvu aussi de tout caractère qualitatif spécifique, se rapproche du *G. urbanum* : 1° par ses trois sortes de poils; 2° par l'épaisseur de son mésophylle (84 μ) comprenant également 5-6 assises; 3° par la nature et les grandes dimensions des cellules médullaires de la tige.

Il se rapproche du *G. rivale* : 1° par sa caractéristique pétiolaire; 2° par l'existence de stomates sur les deux épidermes foliaires.

Cet hybride est donc aussi bien caractérisé anatomiquement que le *G. Billieti*. Il possède des traits de ressemblance avec ses deux parents, mais il se rapproche surtout du *G. urbanum*, à cause de ses poils et de son mésophylle.

Son héliophilie est faible et tient le milieu entre celle du

G. urbanum qui est la plus forte et celle du *G. rivale*. Sa xérophilie est peu évidente et sensiblement égale à celle des parents.

Les rapports d'affinité de ces trois plantes sont exprimés : 1° par les poils longs, 1-cell., ainsi que les courts ; 2° par la structure de la feuille ; 3 la caractéristique du pétiole ; 4° l'épiderme inférieur ; 5° la structure générale de la tige et du pédoncule floral ; 6° les cristaux en oursins.

4. *Cratægus oxyacantho-germanica* Gill. (*C. oxyacantha* L. × *Mespilus germanica*).

Cette plante, fort curieuse, m'a été soumise par M. le Dr Gillot, de Saône-et-Loire. Ce savant botaniste la considère comme un hybride formé par les *Cratægus oxyacantha* et *Mespilus germanica* (1). Les feuilles, assez polymorphes, peuvent être plus ou moins élargies et lobées et rappeler celles du *Cratægus*, ou bien lancéolées, plus ou moins dentées ou incisées, mais peu lobées, et se rapprocher davantage de celles du *M. germanica*. D'après M. le Dr Gillot, cet arbuste. d'une taille de quatre à six mètres, fructifie assez abondamment, mais les fruits paraissent stériles et tombent pour la plupart de bonne heure. Les semis de *C. oxyacantho-germanica*, essayés jusqu'ici, n'ont absolument rien donné. L'hybridité de cette plante ne laisse donc guère de doute ! Néanmoins, les botanistes allemands ont persisté jusqu'ici à la maintenir au rang d'espèce, sous le nom de *M. Smithii* Ser.

L'anatomie vient heureusement trancher cette question. Les caractères fournis par elle ne permettent de considérer que deux espèces, qui sont les *C. oxyacantha* et *M. germanica*. Le plan ligneux de la tige est rigoureusement le même chez les trois échantillons, et l'on ne constate également aucune différence respective de structure et de développement dans les vaisseaux du bois, les poils, l'appareil stomatique et les formes cristallines. Ces divers caractères se re-

(1) Voy. Dr Gillot, *Notes sur quelques plantes hybrides ou litigieuses* (in Bull. herb. Boissier, 1894, p. 2).

trouvent chez l'hybride. Si ce n'était la forme des feuilles, à laquelle cependant on ne saurait attacher qu'une valeur secondaire, on pourrait facilement, de prime abord, confondre le *C. oxyacantho-germanica* avec le *M. germanica*, dont il se rapproche beaucoup par le pollen, le mésophylle et d'autres caractères de moindre importance. Mais les grandes dimensions de ses stomates, l'absence de fibres dans le liber de la tige, la rareté relative des poils sur le pédoncule floral, le rapprochent aussi du *C. oxyacantha*.

Le *C. oxyacantho-germanica* possède donc des caractères se rencontrant avec une grande expression chez les espèces précitées, d'un autre côté il ne renferme aucun caractère qualitatif particulier; il ne saurait donc représenter un type spécifique; c'est bien un hybride issu des *M. germanica* et *C. oxyacantha*, avec action prépondérante du premier.

CARACTÈRES ANALYTIQUES DES DEUX ESPÈCES ET DE LEUR HYBRIDE.

A. Fibres dans le liber de la tige :
- † Les deux épidermes foliaires recticurvilignes; stomates longs de 40 μ; mésophylle bifacial ou subcentrique dans le voisinage de la nervure médiane; pédoncule floral glabre; grains de pollen sphérique. *C. oxyacantha* L.
- †† Épiderme supérieur recticurviligne, l'inférieur onduleux; stomates longs de 26 μ; mésophylle bifacial; pédoncule floral très velu; grains de pollen ovales. *M. germanica* L.

B. Fibres libériennes nulles; épiderme supérieur recticurviligne, l'inférieur onduleux; stomates longs de 36 μ; pédoncule floral peu velu; grains de pollen ovales. *C. oxyacantho-germanica* Gillot.

5. *Cratægus oxyacantha* L. (α-*oxyacanthoides* Thuill., β-*monogyna* Jacq.).

La plupart des botanistes élèvent au rang d'espèces distinctes les *C. oxyacantha* et *C. monogyna*. Les caractères morphologiques, sur lesquels est basée cette distinction, étant très variables, sont insuffisants. Grenier (1) fait justement observer « que les deux types passent de l'un à l'autre par la modification de tous les caractères que l'on avait re-

(1) Voy. Grenier, *Flore jurassique*, observ., p. 255.

gardés d'abord comme spécifiques » ; et conclut à l'unité de l'espèce. C'est bien ici le cas de rappeler les paroles de Nägeli (1). « Je maintiens que les types entre lesquels il n'existe pas de transitions ou seulement des hybrides, doivent être considérés eomme des espèces, par contre, que les groupes qui passent les uns dans les autres doivent être considérés comme des sous-espèces ou des variétés. » Sans prendre cette considération philosophique absolument à la lettre, car il est des cas où elle est en défaut, il y a lieu, dans l'exemple présent, de l'appliquer.

L'anatomie de tous les organes de ces deux formes (*oxyacanthoides* et *monogyna*) ne permet pas de les considérer comme deux espèces distinctes; elles ne sont que deux variétés du type spécifique (*C. oxyacantha* L.).

Voyons leurs caractères respectifs:

a) *C. monogyna* Jacq.

Feuille. — Poils simples, 1-cell., peu nombreux, n'existant que sur la face supérieure des nervures, très rarement sur l'inférieure. Épiderme supérieur recticurviligne et finement strié, d'une épaisseur de 30 μ, cuticule mince; épiderme inférieur recticurviligne ou subonduleux par place, lisse, d'une épaisseur de 20 μ, cuticule mince. Stomates entourés d'un nombre variable de cellules (type *renonculacé* de Vesque), exserts, très larges, longs de 40 μ, plus petits que les cellules voisines, mésophylle bifacial, d'une épaisseur de 193 μ, formé par 9-11 couches de cellules, les deux supérieures palissadiques et remplissant environ la moitié du mésophylle ; parenchyme spongieux lacuneux, avec nombreux petits cristaux d'oxalate de chaux prismatiques, à la partie inférieure ; veinules non immergées. Faisceau libéroligneux de la nervure secondaire non immergé, simple, disposé en arc ouvert en haut, avec fibres mécaniques à parois de faible épaisseur, en dessous ; parenchymes supérieur et inférieur clairs, collenchymatoïdes à la périphérie, à cel-

(1) Voy. Nägeli, dans E. Widmer, *Die europaischen Arten der Gattung Primula*, p. 1 (Munich et Leipzig, 1891).

lules arrondies. Faisceau libéro-ligneux de la nervure médiane identique au précédent, mais naturellement plus puissant; mêmes parenchymes conjonctifs. Pétiole (coupe transversale à la base du limbe) muni de deux petites ailes à la partie supérieure ; faiceau libéro-ligneux très arqué et puissant avec six petits faisceaux latéro-supérieurs (nombre variable) ; parenchyme cortical à cellules plus ou moins polygonales ou arrondies, clair, collenchymatoïde à la périphérie, renfermant, ainsi que le liber, d'innombrables petits cristaux d'oxalate de chaux. Ces derniers sont répandus abondamment sur les nervures épidermiques, dans les parenchymes conjonctifs et autour des faisceux libéro-ligneux. Les cristaux en oursins sont rares.

Tige. — Épiderme caduc, remplacé par un périderme dur, naissant à la périphérie du parenchyme cortical, à cellules renfermant une matière brun marron. Parenchyme cortical vert et collenchymatoïde dans son tiers externe, à cellules plus grandes et plus irrégulières, claires dans ses deux tiers internes, avec nombreux et gros cristaux polyédriques d'oxalate de chaux. Énormes paquets de fibres mécaniques issus du liber primaire, à lumens très petits. Liber mou, renfermant, à partir de son tiers externe, une couronne continue de fibres mécaniques, peu larges et à lumens étroits ; cristaux petits et de même type que les précédents, répartis abondamment surtout dans la moitié interne du liber. *Plan ligneux du cylindre central :* Parenchyme ligneux et vaisseaux répartis sans ordre dans toute l'épaisseur du bois ; vaisseaux à contour recticurviligne, petits et nombreux, à ponctuations simples et à diaphragmes percés d'une seule et large ouverture circulaire ou ovale. Fibres ligneuses à parois épaisses, à ponctuations aréolées, disposées en séries irrégulièrement rayonnantes. Rayons médullaires à une seule file de cellules, allongées perpendiculairement à l'axe de la tige. Bois disposé par couches annuelles. Moelle à cellules circulaires, à parois percées de ponctuations simples ; méats petits (c. transversale). Cristaux

nombreux et assez gros, répartis sans ordre dans la moelle.

La couronne de fibres libériennes, interrompue seulement par les rayons médullaires, n'existe pas dans les rameaux de l'année.

b) *C. oxyacanthoides* Thuill.

Caractères anatomiques identiques et développés partout avec la même intensité.

En présence d'une concordance anatomique aussi parfaite, concordance que l'on ne rencontre *jamais* entre deux espèces voisines bien caractérisées, il n'est pas possible de créer deux types spécifiques avec ces deux formes. Il est plus rationnel de se rattacher à l'opinion de Grenier, et de considérer les *C. oxycanthoides* et *monogyna* comme de simples variétés du *C. oxyacantha* L.

Il est évident que si l'on n'examine que deux échantillons extrêmes, sans tenir compte des formes transitoires, on pourra, la bonne volonté aidant, établir deux espèces. Mais alors la diagnose ne sera basée que sur des caractères très instables, et par conséquent sans durée possible. J'insiste sur ce point en m'adressant surtout aux jeunes et parfois peu consciencieux travailleurs.

6. *Epilobium lanceolatum* Seb. et Maur. et *E. montanum* L.

La plupart des auteurs considèrent ces deux plantes comme deux espèces. Il y a là une exagération que je tiens à faire disparaître. L'*E. lanceolatum* n'est qu'une race localisée et réduite du premier.

Tous deux ont même ressemblance anatomique et ne diffèrent entre eux que par des caractères épharmoniques quantitatifs, qui peuvent être plus accentués chez l'*E. montanum* que chez l'*E. lanceolatum*. Ceci n'a d'ailleurs rien de surprenant, étant donnée l'aire de végétation très étendue et très variée du premier. D'un autre côté, ces deux Épilobes sont reliés morphologiquement l'un à l'autre par de nombreuses formes de passage (1).

(1) J'ai omis à dessein l'énumération des caractères anatomiques, ce qui

7. *Epilobium alpinum* L. et *E. alsinefolium* Vill.

Ces deux autres Épilobes n'affectent aucune différence anatomique qualitative. Tous deux ont l'épiderme foliaire recticurviligne et plus épais que l'inférieur qui est onduleux; leur mésophylle, de même épaisseur, 140-150 μ est également bifacial, avec deux assises de palissades qui remplissent la moitié de son épaisseur. Ce sont deux plantes qui ont sensiblement les mêmes besoins; la caractéristique des pétioles est exactement la même, mais les feuilles de l'*E. alpinum* sont petites, tandis que celles de l'*E. alsinefolium* sont relativement grandes. L'anatomie de la tige ne relève rien non plus de caractéristique. L'*E. alpinum* ne diffère de son congénère que par l'absence de stries cuticulaires sur les épidermes, par le mésophylle un peu moins épais et le parenchyme cortical de la tige à cellules plus grandes et moins écrasées. La vascularisation du bois est la même de part et d'autre.

La morphologie corrobore ma manière de voir. Ces deux Épilobes ont les graines glabres, la tige pourvue de lignes manifestement saillantes. Les autres caractères différentiels sont de moindre valeur, et si l'on examine les nombreuses formes intermédiaires qui existent entre ces deux types, on constate facilement qu'il y a bien lieu de les réduire ainsi que je l'ai fait, c'est-à-dire à n'admettre l'*E. alpinum* que comme une race montagnarde de l'*E. alsinefolium*.

Par un raisonnement analogue et des preuves aussi irréfutables, j'ai été conduit à considérer l'*E. obscurum* Schreb. comme une race stationnelle et siliciphile de l'*E. tetragonum* L.

8. *Centranthus angustifolius* DC., *C. ruber* DC. et *C. Lecoqii* Jord.

M. le Dr Gillot appelle mon attention sur ces trois plantes. Pour lui, le *C. Lecoqii* est une variété à feuilles plus larges et à fleurs plus rouges du *C. angustifolius* ou un hybride

aurait donné un trop grand développement à ce mémoire. Pour plus amples détails, voir mon *Histoire des Épilobes de France*, mentionnée plus haut.

des *C. ruber* et *angustifolius*. Ce savant base sa première manière de voir sur ce que le *C. Lecoqii* croît fréquemment, en Bourgogne surtout, en compagnie du *C. angustifolius*. D'un autre côté, le *C. ruber* étant fréquemment cultivé dans les jardins au voisinage des coteaux sur lesquels abonde le *C. angustifolius*, il pourrait très bien de ce fait, résulter une hybridation des deux plantes et production du *C. Lecoqii*.

M. le Dr Gillot me demande en outre si ces trois Centranthes ne sont pas dérivés d'une même souche. Il le croit, et la forme *Lecoqii* serait intermédiaire entre les deux autres, car elle peut être à feuilles très larges et à fleurs rouges ou à feuilles très étroites et à fleurs roses.

Mon analyse anatomique a porté sur la tige, la feuille et le pédoncule floral. Je n'ai pu étudier la racine qui manquait sur les échantillons mis à ma disposition.

Ces trois plantes possèdent les caractères *communs* suivants : épidermes recticurvilignes et lisses; stomates entourés de 4-5, rarement de 3 cellules irrégulièrement disposées, d'une longueur oscillant entre 35 et 40 μ et existant sur les deux épidermes; palissades nulles; mésophylle homogène, épais de 123-156 μ, composé de 16-18 assises de cellules chez *C. angustifolius;* épais de 80-103 μ, avec 9-11 assises (*C. ruber*) ou enfin comprenant 11-13 assises avec une épaisseur moyenne de 133 μ chez *C. Lecoqii*. Faisceau libéro-ligneux des nervures latérales simple, entouré de tous côtés par du parenchyme vert. Faisceaux de la nervure médiane (à sa base) ordinairement au nombre de 3 (*C. ruber*), normalement orientés, assez distants l'un de l'autre et correspondant à une saillie longitudinale de la face inférieure du limbe; beaucoup plus nombreux dans le pétiole ailé des feuilles inférieures du *C. Lecoqii*. Liber des faisceaux de la nervure médiane et du pétiole à parois irrégulièrement épaissies dans sa moitié externe. Poils et cristaux nuls. Limbe plus ou moins sillonné longitudinalement sur ses deux faces (*C. angustifolius*). Tige et pédoncule floral fistuleux; ce dernier organe est identique chez les trois plantes.

Tige. — Parenchyme cortical composé de petites cellules ovales et allongées tangentiellement (*C. ruber*) ou de cellules plus ou moins arrondies, plus larges dans la moitié interne, avec méats intercellulaires (*C. angustifolius* et *Lecoqii*), disposées sur 10-12 assises plus ou moins concentriques. Faisceaux libéro-ligneux secondaires séparés l'un de l'autre par des rayons de parenchyme à parois épaisses (1) (*C. ruber* et *Lecoqii*) ou complètement fusionnés en une couronne continue (base de la tige du *C. angustifolius*); parenchyme ligneux nul.

Le caractère le plus saillant est fourni par la disposition de l'appareil fibro-vasculaire de la tige. Possède-t-il une constance suffisante pour élever les *C. ruber* et *angustifolius* à la dignité d'espèces? Je ne le crois pas, car les faisceaux libéro-ligneux perdent leur coalescence à peu de distance au-dessus de la base de la tige du *C. angustifolius*, pour s'individualiser comme chez les deux autres plantes. Tous les autres caractères homologues ne diffèrent entre eux que par leur plus ou moins grand développement.

D'un autre côté, la morphologie nous montre les *C. angustifolius* et *ruber*, le dernier surtout, assez polymorphes; ils sont reliés par plusieurs formes transitoires. Il y a donc bien lieu, je crois, de partager l'opinion de M. le Dr Gillot, qui consiste à ne considérer les *C. angustifolius* et *ruber* que comme des espèces morphologiques dérivées d'un même stirpe ou type spécifique.

Quant à *C. Lecoqii*, je crois, d'après les remarques anatomiques que j'ai déjà pu faire sur de nombreux hybrides, qu'il s'agit bien d'un nouvel hybride. Il se rapproche du *C. angustifolius* par le parenchyme cortical de la tige, l'épaisseur et le nombre des assises du mésophylle; et beaucoup anssi du *C. ruber* par les faisceaux libéro-ligneux distincts de la tige, le parenchyme cortical de la nervure médiane et son facies général. Le *C. Lecoqii* est plus hélio-

(1) M. Van Tieghem reconnaît la même disposition des faisceaux libéro-ligneux secondaires dans la racine (Voy. *Traité de bot.*, 1re édit., p. 716).

phile que ses parents; il possède aussi plus de caractères anatomiques communs avec le *C. ruber* qu'avec son autre parent.

Mes observations anatomiques ont été faites exclusivement sur des *Centranthus* de Bourgogne désignés en herbier par M. Gillot sous le nom de *C. Lecoqii*. Mais d'après M. Giraudias (1), ces spécimens de Bourgogne n'appartiennent pas du tout au *C. Lecoqii* qui est une race autonome, peut-être régionale, se rapprochant du *C. angustifolius;* ils représenteraient au contraire un hybride des *C. angustifolius* et *ruber*, désigné par M. Giraudias sous le nom de *C. Gillotii*.

Le *C. Lecoqii* est une plante du Gard, qui se retrouve dans l'Ariège, peut-être encore ailleurs ; les différences morphologiques existant entre lui et la plante de la Côte-d'Or sont évidemment très faibles et il est permis d'affirmer *a priori* que l'anatomie ne les individualisera pas davantage.

9. *Erigeron alpinus* L. et *E. uniflorus* L. (2).

On rencontre entre ces deux plantes des formes de transition qui ne permettent pas de savoir où finit l'*E. alpinus* ni où commence l'*E. uniflorus*. De Candolle les réunit en variétés d'une seule espèce, *E. alpinum*. Cette considération est toujours restée obscure, et M. le D[r] Gillot a pu constater à nouveau les étroites ressemblances de ces Vergerettes sur les hautes montagnes de la Savoie où elles sont très répandues.

L'*E. alpinus* type, à tiges élevées, 10-20 centimètres, polycéphales, à involucre simplement hérissé, à fleurs violacées, se rencontre surtout aux altitudes de 1600 à 2200 mètres.

L'*E. uniflorus* à tige naine, 4-10 centimètres, uniflore, à involucre laineux, à fleur petite, blanchâtre ou légèrement

(1) Voy. *Bull. Associat. pyrénéenne pour l'échange des plantes*, 2e année (1891-1892), p. 24, n° 57.

(2) Voy. D[r] Gillot, *Notes sur quelques plantes hybrides ou litigieuses de la Flore française* (Append. n° IV du Bull. herb. Boissier, vol. II, p. 5, 1894).

purpurine, ne se rencontre que sur les hauts sommets, au-dessus de 2 200 mètres. M. le D[r] Gillot distingue deux formes chez ce dernier : *α-albida*, à fleurs petites, à ligules blanches ou à peine rosées, très étroites. Cette forme serait le type spécifique d'après Gaudin, Koch, Villars, Verlot, Gremli, etc. ; *β-purpuracens*, à fleurs souvent un peu plus larges, à languettes purpurines, à tige souvent robuste.

Toujours d'après mon savant collaborateur, les caractères servant à faire reconnaître l'*E. uniflorus* n'ont aucune valeur absolue, et le critérium tiré de la présence, chez l'*E. alpinus*, de fleurs femelles tubuleuses et colorées à la circonférence du disque, tandis que dans l'*E. uniflorus* toutes les fleurs centrales seraient hermaphrodites et jaunes, par la présence des anthères, caractère auquel on a attaché tant d'importance qu'il a suffi à faire classer les *E. alpinus* et *uniflorus* dans des sections différentes (1), ne mérite pas une valeur plus grande, n'étant pas plus absolu. Enfin revenant aux conceptions de Linné et de De Candolle, M. le D[r] Gillot considère les deux Vergerettes en question comme issues d'une même souche, modifiées probablement par les conditions de milieu, de station, d'altitude, etc., et comme des sous-espèces d'un même groupe spécifique, dont elles occupent les extrémités, avec de nombreuses formes intermédiaires affines.

Cet observateur a bien voulu me soumettre la question pour l'examiner anatomiquement. Pour cela il m'a envoyé de nombreux échantillons frais de ces diverses formes, dont je donne ci-après l'analyse :

α-Erigeron alpinus L.

Feuille. — Poils très longs, 1-sériés, élargis à la base, parois épaisses, contenu incolore. Autres poils petits, les uns 1-sériés jusqu'au sommet, les autres terminés par une très longue cellule (phénomène de réduction); ceux-ci abondent surtout sur le pédoncule floral.

(1) Cf. Boissier, *Flore orient.*, III, p. 162. — Nyman, *Consp. fl. eur.*, p. 388.

Épiderme supérieur recticurviligne et lisse, d'une épaisseur de 30 μ, cuticule de moyenne épaisseur, striée sur les nervures. Épiderme inférieur recticurviligne et lisse, d'une épaisseur de 26 μ, cuticule de moyenne épaisseur, striée aussi sur les nervures. Stomates sur les deux faces de la feuille, appartenant au type *renonculacé*, c'est-à-dire entourés d'un nombre variable de cellules irrégulièrement disposées, d'une longueur de 36 μ, en général plus petits que les cellules voisines et s'ouvrant au niveau épidermique. Mésophylle bifacial, subcentrique dans le voisinage des nervures principales, d'une épaisseur de 193 μ, comprenant 7-8 couches de cellules, les 2-3 supérieures transformées en palissades et remplissant la moitié environ du mésophylle. Parenchyme spongieux lacuneux. Nervures tertiaires et plus petites immergées. Glandes oléifères nulles ou très rares (caractéristique de l'*E. Willarsii* Bell.). Faisceau libéro-ligneux de la nervure secondaire simple et non immergé, rattaché à l'épiderme supérieur par un parenchyme clair, collenchymatoïde, à cellules arrondies, dépourvu de tissu mécanique externe; parenchyme inférieur de même nature que le supérieur. Faisceaux libéro-ligneux de la nervure médiane au nombre de trois disposés en croissant ouvert en haut, munis en dessus et en dessous de fibres mécaniques petites et à parois minces. Pétiole pourvu de deux petites ailes à sa partie supérieure, avec arc libéro-ligneux composé aussi de trois faisceaux, aux extrémités duquel et dans chaque aile, existent deux autres petits faisceaux; parenchyme cortical clair, collenchymatoïde à la périphérie, à cellules arrondies, plus grandes et à parois minces plus profondément.

Tige. — Épiderme formé de petites cellules plus ou moins arrondies; cuticule mince; parenchyme cortical à cellules ovales, allongées perpendiculairement au rayon (c. transversale), renfermant de la chlorophylle seulement dans les 2-3 couches externes, parois irrégulièrement peu épaissies. Paquets puissants de fibres mécaniques en contact avec

les faisceaux libéro-ligneux distincts. Liber clair et sans fibres ; bois à éléments disposés en files rayonnantes, composé exclusivement de fibres dans son tiers externe, de trachées, principalement spiralées, très rarement annelées, et de fibres ligneuses dans ses autres parties ; rayons médullaires moniliformes, formés chacun par une seule rangée de cellules. Moelle à cellules arrondies, parois minces, méats petits. Les cellules de tous les parenchymes de la tige sont allongées dans le sens de l'axe (c. radiale).

Pédoncule floral. — Creusé extérieurement de sillons longitudinaux au nombre de 8-10. Parenchyme cortical à cellules plus ou moins arrondies, parois minces, renfermant des bandes chlorophylliennes transversales et onduleuses, interrompues ordinairement à la base de chaque arête pédonculaire. Faisceaux libéro-ligneux indépendants, disposés en couronne, entourés chacun de fibres mécaniques. Moelle identique à celle de la tige.

β-*E. uniflorus* L., forme *albida*.

Feuille. — Les gros et longs poils 1-sériés, signalés chez l'*E. alpinus*, n'existent plus que sur les bords du limbe et y sont très rares. Les petits poils 1-sériés, terminés par une longue cellule acuminée, les remplacent partout. Épiderme supérieur recticurviligne et finement strié par place, d'une épaisseur de 25 μ, cuticule de moyenne épaisseur, striée encore sur les nervures. Épiderme inférieur recticurviligne, d'une épaisseur de 30 μ, strié comme le supérieur ; cuticule de même épaisseur. Stomates sur les deux faces de la feuille, appartenant au type *renonculacé*, d'une longueur de 30 μ, plus petits que les cellules voisines et s'ouvrant au niveau de l'épiderme. Mésophylle bifacial, d'une épaisseur de 186 μ, comprenant 8-9 couches de cellules, les 3-4 supérieures transformées en palissades petites, 2-3 fois plus longues que larges, remplissant environ la moitié du mésophylle ; parenchyme spongieux non lacuneux, dépourvu de glandes oléifères. Faisceau libéro-ligneux de la nervure secondaire immergé, simple, dépourvu de tissu mécanique externe.

Faisceau de la nervure médiane simple, non immergé et sans fibres mécaniques; ceux du pétiole au nombre de trois disposés en croissant comme chez le type précédent. Même caractéristique pétiolaire.

Tige. — Caractères identiques développés avec la même intensité.

Pédoncule floral. — Creusé extérieurement de sillons longitudinaux beaucoup plus nombreux (16-17). Même disposition des bandes chlorophylliennes, Faisceaux libéroligneux plus nombreux et plus petits. Moelle identique.

γ-*Erigeron uniflorus* L., forme *purpurascens*.

Ne se distingue pas anatomiquement de la forme *albida*.

En examinant attentivement l'énumération sommaire des caractères anatomiques, on constate très bien qu'il n'existe entre les *E. alpinus* et *uniflorus* aucun caractère qualitatif respectif, et que l'anatomie n'autorise pas plus leur spécification que la morphologie. Mais en revanche, l'étroite affinité de ces deux plantes y est admirablement exprimée. Les tissus homologues ont subi chez l'*E. uniflorus* l'influeuce du milieu alpestre. Les stomates sont plus petits et plus nombreux, son revêtement pileux est devenu plus uniforme et par conséquent mieux fourni, ses palissades sont plus petites et en assises plus denses, la nervure secondaire s'est immergée, l'épiderme inférieur est plus épais que le supérieur, les contours de leurs cellules sont moins onduleux, leurs cuticules se sont striées par place, l'appareil conducteur du pédoncule floral s'est développé davantage en voulant augmenter son action. En un mot on peût dire, sans exagération, que l'*E. uniflorus* est un *E. alpinus* plus hélio-xérophile. Il s'est organisé pour vivre dans les hautes régions et son adaptation est suffisamment fixée pour qu'il conserve toujours le facies qui le caractérise.

L'opinion de M. le Dr Gillot ne diffère de la mienne que superficiellement, au fond toutes deux expriment la même vérité. Mais au lieu d'admettre que ces deux plantes occupent les extrémités d'un même groupe spécifique, en qualité de

sous-espèces, il me semble qu'il est plus rationnel de considérer l'*E. uniflorus* comme une race stationnelle, alpestre, de l'*E. alpinus* qui, lui, est une espèce parfaitement caractérisée sous tous les points de vue et distincte de ses congénères.

10. *Cirsium anglicum* Lob.; *C. bulbosum* DC et *C. filipendulum* Lange.

Bon nombre de botanistes réunissent les *C. anglicum* et *bulbosum* malgré l'état différent de leur racine qui est napiforme chez le dernier. Les autres caractères morphologiques distinctifs sont peu saillants et instables. Ils portent surtout sur la feuille et le degré de ramification de la tige.

Voyons si l'anatomie confirme ce rapprochement. Toutes les parties de la plante (racine, tige, feuille et pédoncule floral) ont été examinées et comparées respectivement entre elles; de l'ensemble des résultats obtenus, il résulte que ces deux Cirses ne sont pas deux espèces distinctes. Il serait indispensable de connaître les affinités réciproques de tous les représentants du genre pour pouvoir assigner à ces plantes leur valeur taxinomique relative. Le *C. bulbosum* pourrait bien n'être qu'une sous-espèce du *C. anglicum*, ou bien tous deux n'être que des sous-espèces.

Le *C. anglicum* a les feuilles abondamment couvertes de poils simples 1-sériés ou plus rarement 2-3 sériés à la base, terminés par un long flagellum 1-cell., plus ou moins enroulé; ces poils peuvent être très larges, et, en raison de la faible épaisseur de leurs parois, se plisser transversalement pour s'affaisser ensuite sur eux-mêmes. Ils caractérisent aussi le *C. bulbosum* qui peut avoir en outre sur la feuille de rares poils 1-sériés et terminés en massue. L'appareil stomatique est identique chez les deux plantes tant au point de vue de son développement que de son état adulte; il répond au type *renonculacé*, déjà connu, et est entouré de 3-4, très rarement de 2 cellules. Ces stomates sont plus petits que les cellules épidermiques, et atteignent une longueur de 30 à 33 μ; on les rencontre sur les deux

épidermes. Le mésophylle est dépourvu de palissades; il atteint une épaisseur moyenne de 100 μ chez le *C. anglicum* et de 113 μ chez son congénère; des lacunes existent dans sa moitié inférieure.

Le pétiole ailé des feuilles qui possèdent cet organe renferme ordinairement cinq faisceaux libéro-ligneux disposés en arc ouvert en haut.

On rencontre dans l'endoderme des faisceaux libéro-ligneux de la nervure médiane, du pétiole, du pédoncule floral et de la racine, des canaux oléifères qui font défaut dans la tige de tous les Cirses étudiés par moi. Ces canaux peuvent occuper en largeur toute une cellule endodermique souvent considérablement agrandie (feuille et pédoncule floral) ou seulement une fraction de cellule (racine). Dans ce dernier cas, il se produit soit une cloison tangentielle qui divise la cellule en deux autres, la moitié externe contribuant à la structure du canal, soit une cloison oblique à l'un des angles externes d'une cellule, la portion cellulaire ainsi isolée s'élargit parfois beaucoup pour former le canal oléifère avec celles correspondantes placées en dessus et en dessous. L'huile de la feuille et du pédoncule floral est généralement de couleur jaunâtre, celle de la racine étant toujours jaune brun. Je noterai encore que le nombre des canaux oléifères va en diminuant dans la racine à mesure que l'on se rapproche du collet de la plante. Ces canaux peuvent même disparaître (*C. acaule*).

Aucun caractère distinctif n'est à signaler dans la tige si ce n'est qu'elle est fistuleuse chez *C. anglicum* et seulement lacuneuse vers le centre chez *C. bulbosum*.

Le pédoncule floral offre, en coupe transversale, la même structure chez tous les individus.

En résumé, on ne remarque aucun caractère important et spécifique dans aucun organe de la plante; les différences n'y sont que quantitatives et ne sauraient constituer un point d'appui sérieux pour établir deux espèces nettement tranchées.

Le rare *C. filipendulum* Lange d'Espagne et du pays basque, où il remplace le *C. bulbosum*, diffère très peu anatomiquement des deux précédents et son hélio-xérophilie est même plus faible encore. Mésophylle d'une épaisseur de 76 μ, palissades nulles, lacunes dans sa moitié inférieure; poils 1-sériés, parfois très larges et terminés par un long flagellum, très nombreux et enchevêtrés dans les sillons du pédoncule floral, nuls ou à peu près sur l'épiderme supérieur de la feuille. Canaux oléifères nuls dans la feuille, nombreux dans le pédoncule floral et la racine; même type stomatique; tige presque fistuleuse; parenchyme cortical de la racine à cellules non disposées en séries presque rayonnantes comme chez les précédents; tels sont les caractères particuliers les plus saillants du *C. filipendulum.* Comparés à leurs homologues chez les deux Cirses précédents, ils obligent à un rapprochement parfaitement autorisé par la morphologie. A mon avis, le *C. filipendulum* n'est qu'une race régionale du *C. bulbosum.*

11. *Cirsium acaule* All., *C. bulbosum* DC et *C. medium* All. ou *C. bulbosum* × *acaule*.

Le *C. acaule* diffère considérablement des autres au point de vue anatomique. Son mésophylle, formé par 12-14 assises de cellules, atteint l'énorme épaisseur de 233 μ. L'assise supérieure comprend des cellules qui peuvent avoir une longueur double de leur largeur; il y a là certainement une tendance à la forme palissadique. Les stomates ovales peuvent atteindre jusqu'à 40 μ de longueur. Les poils épidermiques, 1-sériés et larges, sont rares sur la face inférieure du limbe, la nervure médiane, le pétiole et le pédoncule floral; ils sont nuls partout ailleurs. La racine principale semble dépourvue de canaux oléifères endodermiques et de puissants paquets de fibres mécaniques jaunâtres existent à la face externe des faisceaux libéro-ligneux de cet organe. Enfin le pédoncule floral ne possède extérieurement qu'un petit nombre de sillons longitudinaux et sa double couronne

fibro-vasculaire comprend au moins 45 petits faisceaux. Le *C. acaule* est une plante beaucoup plus héliophile que les précédentes.

Les principaux caractères du *C. bulbosum* étant connus, je vais examiner les rapports anatomiques de l'hybride avec ses parents.

Le *C. medium* se rapproche du *C. bulbosum* par les dimensions de ses stomates, sa racine napiforme pourvue de larges canaux oléifères endodermiques et dépourvue de paquets de fibres mécaniques à la face externe des faisceaux libéro-ligneux, par les nombreux sillons longitudinaux du pédoncule floral, enfin par ses mêmes affections de milieu.

Il se rapproche du *C. acaule* par la rareté des poils, sur la feuille surtout, par le grand nombre des faisceaux libéro-ligneux du pédoncule floral (66 environ) et la structure du pétiole. Il s'individualise par la faible épaisseur de son mésophylle (43-63 μ).

Cet aperçu rapide ne permet certainement pas de reconnaître exactement l'action organique de chaque parent sur leur hybride, mais il révèle, d'une façon satisfaisante, l'influence prépondérante du *C. bulbosum*. Je ferai remarquer qu'il est difficile d'exposer d'une façon claire et tangible, en quelques mots, la part qui revient à chacun des parents dans la formation d'un hybride. Des dessins anatomiques sont seuls à même, dans ce cas, de satisfaire l'exigence du savant. Il ne m'était pas possible de faire suivre ce mémoire de toutes les planches micrographiques à l'aide desquelles il a été écrit.

12. *Linaria vulgaris* DC, *L. striata* DC et *L. ochroleuca* Breb. ou *L. striato-vulgaris*.

La majorité des botanistes s'accorde à reconnaître le *L. ochroleuca* comme un hybride des *L. striata* et *vulgaris*. Ils basent leur appréciation sur les caractères de la fleur et sur la stérilité des graines. La fleur est rayée de violet comme celle du *striata;* sa corolle est jaune et à gorge orangée

comme celle du *vulgaris* et sa taille est intermédiaire entre celles des deux parents.

L'anatomie confirme pleinement cette manière de voir, et quoique les caractères fournis par elle soient parfois difficiles à saisir, ils constituent des données irréfutables.

Les trois Linaires ont leur mésophylle homogène, sans palissades, des stomates sur les deux épidermes, mais en très faible quantité sur le supérieur. Ces stomates semblent répondre au type *crucifère* par leur développement, c'est-à-dire que la cellule mère primordiale se divise d'abord par une cloison, à laquelle succède bientôt une autre, inclinée sur la première d'environ soixante degrés, puis une troisième également inclinée, une petite cellule mère spéciale se trouve ainsi délimitée au milieu de la cellule mère primordiale ; elle se subdivise en deux cellules stomatiques parallèlement à la cloison précédente. Le stomate est alors entouré de trois cellules dont une est ordinairement plus petite que les deux autres. Cette disposition est parfois troublée, soit par l'accroissement inégal ou local des diverses parties de la feuille, soit par le nombre des divisions préparatoires qui peut être plus grand ; mais un examen attentif permet toujours de retrouver le vrai type de développement. La longueur des stomates oscille entre 33 μ et 36 μ ; ils sont plus petits que les cellules voisines et s'ouvrent au niveau épidermique. Les caractères de ressemblance et d'affinité se rencontrent en outre dans la nervure médiane, le bois de la tige et le pédoncule floral. Mais le *L. vulgaris* se distingue particulièrement de ses voisins par l'existence sur l'épiderme inférieur de la feuille, la tige et le pédoncule floral de chaque fleur de très rares petits poils 1-sériés et capités que je n'ai pas rencontrés chez les deux autres Linaires ; son mésophylle n'atteint guère que 36 μ d'épaisseur, tandis que chez *L. striata* cette épaisseur s'élève à 55 μ, pour atteindre environ 74 μ chez *L. ochroleuca*. La caractéristique du pétiole est différente aussi chez *L. vulgaris ;* elle porte deux longues ailes latéro-supérieures, tandis que chez les deux autres Linaires, ces ailes font défaut ;

on les retrouve, mais rarement, sur quelques feuilles du *L. ochroleuca*. Comme autres différences anatomiques, on peut encore citer le parenchyme cortical de la tige qui, chez les deux parents, est à cellules écrasées, de largeurs inégales, à parois ordinairement épaisses ; son assise interne est partout représentée par de longues et larges cellules à parois épaissies. Le parenchyme cortical du *L. ochroleuca* a ses cellules plus régulières, généralement rectangulaires et allongées tangentiellement. A la partie externe du liber on rencontre encore chez les parents quelques larges et épaisses fibres mécaniques; chez l'hybride, ces fibres scléreuses forment des massifs beaucoup plus puissants et la moelle de la tige est lacuneuse.

En résumé, le *L. vulgaris* se distingue de ses congénères par ses poils, l'épaisseur réduite de son mésophylle, sa caractéristique pétiolaire et la nature onduleuse des cellules de l'épiderme inférieur de la feuille.

Le *L. ochroleuca* ne diffère du *striata* que par des caractères *quantitatifs,* son mésophylle plus épais, la régularité des cellules du parenchyme cortical de la tige ; la nature subonduleuse des cellules de l'épiderme inférieur de la feuille, l'existence de longues lacunes dans la moelle de la tige, ses massifs mécaniques extra-libériens et la coexistence, mais très rare, de la caractéristique du pétiole du *L. vulgaris* avec celle beaucoup plus fréquente du *L. striata*.

Le *L. ochroleuca* ou *striato-vulgaris* est bien un hybride, ainsi que ce dernier nom l'indique ; il se rapproche surtout du *L. striata*. Les botanistes descripteurs avaient très bien fait ressortir l'action prépondérante de cette dernière plante dans la formation de l'hybride. L'anatomie vient une nouvelle fois lui prêter son appui.

13. *Rumex maritimus* L., *R. palustris* Sm., *R. conglomeratus* Murray et *R. crispus* L.

Dans toutes les *Flores* on trouve le *R. palustris* Smith cité à côté du *R. maritimus* sans aucune observation; moi-même,

dans ma *Flore de la Chaîne jurassique*, j'ai opéré le même groupement. Il y a cependant lieu de mettre en doute la légitimité de ces deux espèces, car on ne trouve jamais le *R. palustris* que là où croît le *R. maritimus*. M. le D[r] Gillot m'a en outre fait observer que les graines du *R. palustris* semblent stériles; ce qui porterait à croire que cette plante serait un hybride du *R. maritimus* et de l'un des deux autres suivants : *R. conglomeratus* ou *crispus*.

Pour m'assurer de ce fait, rendu probable par l'expérience, j'ai examiné anatomiquement ces quatre plantes. De mes recherches il résulte : 1° Que le *R. palustris* ne possède aucun caractère *qualitatif* et spécifique reconnu ; 2° qu'il s'identifie assez bien avec le *R. maritimus ;* 3° que ses caractères histologiques procèdent à la fois des *R. maritimus* et *conglomeratus*.

Ces deux dernières plantes sont assez bien caractérisées 1° par la nature et l'épaisseur de leur mésophylle qui est ordinairement homogène chez la première avec une épaisseur de 70 μ et nettement bifacial chez l'autre et d'une épaisseur de 14 μ ; 2° par les dimensions des stomates et l'existence dans la moelle de la tige du *R. maritimus*, de nombreux grains d'amidon.

Le *R. palustris* a les épidermes foliaires plus épais, surtout le supérieur, mais les stomates un peu plus petits; son mésophylle bifacial atteint 114 μ d'épaisseur; ses cellules médullaires de la tige sont beaucoup plus longues (coupe radiale) que chez les deux autres ; enfin le pédoncule floral présente extérieurement huit lignes saillantes comme chez *R. conglomeratus* et sa structure est identique.

Ces trois plantes possèdent d'énormes et magnifiques cristaux en oursins dans leur mésophylle et leurs tissus conjonctifs ; toutes ont des lacunes dans la moelle de la tige et sont dépourvues de poils proprement dits; les cuticules des nervures, du pétiole et de la tige sont striées, et quelques cellules épidermiques font fortement saillie extérieurement en prenant l'aspect de poils très larges et courts (cellules pili-

formes). Ces derniers organes deviennent réellement des poils simples et 1-cell. chez *R. crispus*, qui se distingue encore de ses congénères par les grandes dimensions de ses stomates (40-43 μ).

En résumé, le *R. palustris* n'est pas une bonne espèce, et si l'on tient compte de la stérilité de ses graines, il n'est qu'un hybride des *R. maritimus* et *conglomeratus* avec action prépondérante de ce dernier.

III. — « Il n'est guère possible, a dit Vesque, de définir le genre à l'aide de l'anatomie des tissus ; on ne peut le plus souvent que déterminer la famille et l'espèce. » Cette remarque, très juste, comporte néanmoins des exceptions dont le nombre s'accroît à mesure que s'élargit le cadre des données taxinomiques. Quand ce savant anatomiste a écrit ces lignes, il ne s'occupait que de la feuille, c'est-à-dire de la partie de la plante la plus apte à déceler les caractères spécifiques, mais aussi la plus exposée à l'action du milieu. Cependant la tige, la fleur, parfois aussi la racine, peuvent fournir des éléments de détermination. Il ne faut rien négliger de la plante, je le répète, car chacune de ses parties peut concourir à la définition de l'espèce, ainsi qu'à la révélation des affinités qu'ont entre eux tous les représentants du règne végétal.

En citant les exemples suivants, je sors peut-être du domaine de la question posée, mais je tiens surtout à bien montrer le rôle important que peut jouer l'anatomie dans la détermination exacte de tous les degrés de l'échelle systématique.

1° Genre *Trapa*.

Certains botanistes classent le genre *Trapa* dans la famille des *Onothéracées ;* d'autres, dans celle des *Haloragacées*. Il y a là une hésitation très explicable, étant donnés les rapports morphologiques de ce genre avec les deux familles, et en particulier avec celle des *Onothéracées*. L'anatomie permet de trancher nettement la question.

Tout d'abord, j'affirme que le genre *Trapa* appartient à la famille des *Haloragacées*.

Voici les principaux caractères distinctifs et comparatifs des *Onothéracées* et du genre *Trapa* :

ONOTHÉRACÉES.	TRAPA.
Poils 1-cell., simples, aigus ou claviformes ;	Poils 1-sériés, aigus, longs ;
Cristaux raphides nombreux ; oursins très rares (*Isnardia*) ;	Cristaux en oursins très nombreux ; raphides nuls ;
Mésophylle non ou très peu lacuneux ;	Mésophylle très lacuneux ;
Parenchyme cortical des nervures, du pétiole et de la tige non lacuneux (excepté *Isnardia*).	Parenchyme cortical des nervures, du pétiole et de la tige très lacuneux, ainsi que la moelle ;
Vaisseaux du bois à ponctuations simples ;	Vaisseaux du bois spiralés, disposés en couronne peu épaisse ;
Épidermes foliaires recticurvilignes ou onduleux, à cellules larges.	Épidermes foliaires recticurvilignes à cellules très petites.
	(Caractères appartenant aussi au genre *Myriophyllum*.)

Ces caractères sont, comme on le voit, très importants et très différents de ceux rencontrés chez les Onothéracées ; de plus, les uns et les autres affectent dans les groupes naturels (je l'ai toujours observé) une constance trop remarquable, pour qu'il soit possible d'en méconnaître la valeur.

L'anatomie du genre *Isnardia* confirme encore ma manière de voir. Dans la feuille de l'*I. palustris* on rencontre les *raphides* caractéristiques des *Epilobium*, *Onothera* et *Circea*, ainsi que les cristaux en oursins des *Trapa*. Le parenchyme cortical de la tige est presque aussi lacuneux que celui du *Trapa natans ;* les poils sont 1-cell., simples, aigus ou arrondis au sommet comme chez les autres *Onothéracées*. Ces divers caractères, avec d'autres de moindre importance, me permettent de considérer le genre *Isnardia* comme un genre de transition qui rattache les *Haloragacées* aux *Onothéracées*, sans le distraire cependant de cette dernière famille. On m'objectera sans doute que le développement des lacunes est un phénomène d'adaptation : cela est exact ! Mais l'existence des oursins n'en est certainement pas un !

J'irai même plus loin, et je dirai que ce résultat d'adap-

tation suffirait à la rigueur pour assigner au genre *Isnardia* son rang limitrophe dans la famille des *Onothéracées*, et le considérer comme le trait d'union naturel entre cette famille et les *Haloragacées*. Il existe, en effet, bon nombre de phanérogames qui subissent facilement l'influence du milieu aqueux, sans pour cela que leur adaptation se traduise par le développement de lacunes dans les parenchymes conjonctifs. Il faut toujours faire intervenir la *tendance héréditaire* sans laquelle rien de nouveau ne se produit.

Au point de vue de la botanique générale, je tiens à mentionner l'existence d'un parenchyme endoxylaire (?) dans la tige de l'*Isnardia palustris* (1). Ce tissu comprend ordinairement quatre massifs groupés deux à deux et formant deux angles largement obtus, dont les ouvertures sont tournées vers le centre. Il se rattache insensiblement au bois primaire par quelques cellules médullaires ou parenchymateuses et des vaisseaux. Son homologie avec le liber normal est parfaite. Il m'a semblé aussi y rencontrer des cellules compagnes, ainsi que des tubes criblés, pour lesquels il m'a été impossible d'obtenir une plasmolyse convenable, à cause du mauvais état de mes échantillons frais (2).

2° Groupe des *Euptelea* (*Magnoliacées* sec. Baillon).

Ce groupe, qui comprend les genres *Euptelea* et *Trochodendron*, a été placé par Baillon dans la famille des *Magnoliacées*. Il est vrai que MM. Bentham et Hooker, à la suite des arguments de M. Eichler et d'une comparaison entre le *Trochodendron* et un genre japonais, l'*Euptelea* de Siebold et Zuccarini, avaient avant lui opéré le même groupement. Or n'oublions pas que — les fleurs de ces plantes sont polygames, diclines et dépourvues de périanthe ; qu'elles ont de plus la feuille dentée, tandis que toutes les Magnoliacées, si l'on en excepte le *Liriodendron*, ont le limbe foliaire parfai-

(1) Voy. John Briquet, *Sur quelques points de l'anatomie des Crucifères et des Dicotylées en général* (Estratto dagli Atti del Congresso Botanico Internazionale, 1892).

(2) Je reviendrai sur cette particularité dans l'étude de la famille des *Onothéracées* que je fais en ce moment.

tement entier et la fleur munie d'un périanthe. — Il y a donc bien lieu de mettre en doute les raisons invoquées par ces savants. L'anatomie va encore nous éclairer sur ce point.

PRINCIPAUX CARACTÈRES ANATOMIQUES COMPARATIFS :

MAGNOLIACÉES.	GROUPE DES EUPTÉLÉES.
Stomates accompagnés de deux cellules latérales, parallèles à l'ostiole (type *rubiacé*).	Stomates entourés de plus de deux cellules, irrégulièrement disposées (type *renonculacé*).
Poils internes nuls.	Poils internes dans le mésophylle, le pétiole et le parenchyme cortical de la tige (*Trochodendron*).
Cellules oléifères dans le mésophylle et la tige.	Cellules oléifères nulles.
Parenchyme ligneux de la tige nul ou très rare et, dans ce dernier cas, à cellules éparses ou localisées autour des vaisseaux.	Parenchyme ligneux formant de larges plages séparées par des bandes transversales de fibres ligneuses.
Rayons médullaires à cellules rectangulaires, le grand côté dirigé ordinairement dans le sens de l'axe de la tige.	Rayons médullaires à cellules rectangulaires, le grand côté perpendiculaire à l'axe de la tige.

Étant donnée la constance absolue des caractères anatomiques considérés chez les Magnoliacées et leur flagrante contradiction avec ceux des *Euptelea*, j'en conclus que ces derniers ne sont pas des Magnoliacées! MM. Bentham et Hooker avaient tout d'abord placé le *Trochodendron* dans les Araliacées. Les *Euptelea* ont été pendant quelque temps rapportées aux Ulmacées. Ce n'est donc pas sans hésitation que le classement de ce groupe dans les Magnoliacées a été opéré.

L'étude des familles voisines permettra sans doute de voir à laquelle la série des *Eupteléées* doit se rattacher.

Je pourrais multiplier les exemples à l'appui de ma thèse, mais je crois avoir suffisamment démontré le rôle important joué par l'anatomie dans la détermination des plantes critiques ou litigieuses, ainsi que dans celle de certains genres figurant dans des familles auxquelles ils n'appartiennent pas.

Baume-les-Dames, 29 janvier 1896.

RECHERCHES

SUR LE SAC EMBRYONNAIRE

DES PLANTES GRASSES

Par M. E. D'HUBERT

INTRODUCTION

L'étude de la reproduction chez les êtres est l'une des plus importantes que comporte la biologie. Elle est aussi l'une des plus complexes, et elle ne peut être bien connue qu'après l'examen d'un grand nombre de problèmes d'importance souvent fort inégale.

Pour ce qui est de la reproduction chez les végétaux phanérogames, l'on peut dire que chaque époque, chaque période d'études a comporté l'examen de l'un de ces problèmes; et, pour bien montrer à quel but répond le présent travail, je vais résumer, le plus brièvement possible, les étapes successives déjà parcourues dans la connaissance des organes de la fécondation et des fonctions dont ils sont le siège.

Afin de rendre cet exposé plus clair, je le réduirai pour les parties qui concernent les travaux dont l'importance n'est que secondaire, à cause de leur particularité, et je mettrai en vedette les travaux qui ont : ou bien posé une question importante, ou bien résolu un problème de quelque généralité.

Les principales questions relatives à la connaissance des phénomènes de la reproduction, en ce qui concerne surtout les organes femelles de la plante, peuvent se diviser en deux groupes que je séparerai sous la double rubrique : Problèmes physiologiques, Problèmes morphologiques.

A. *Problèmes physiologiques.*

Premier problème. — Nécessité de la sexualité. — Les connaissances de la pratique agricole avaient donné aux anciens quelque idée de la sexualité chez certaines plantes, et en particulier chez les arbres monoïques.

Mais il faut arriver à Camerarius (1694) (1) et à Linné (1735) (2), pour faire la preuve scientifique de ce fait : une plante ne donne pas de graines si elle est à l'abri du pollen.

Cette opinion fut généralement admise, cependant une lutte mémorable s'engagea bientôt entre Spallanzani, Schelver (1812) (3), Henschel (1821) (4) qui contestaient l'utilité du pollen, et Volta, Treviranus (1822) (5), Amici (1824) (6), Gærtner (1827) (7) et Brongniart (1827) (8), qui établirent définitivement la théorie linnéenne. Sous l'influence de ces recherches, le problème se précisa, et Amici (1824) découvrit le tube pollinique.

L'ovule était déjà connu, de sorte que Brongniart put, dans un travail de très haute importance, faire un exposé complet de la question : il termina ainsi ses conclusions : p. 278 : « Le concours de parties fournies par l'organe mâle (les granules spermatiques) et de parties fournies par l'organe femelle (la vésicule embryonnaire et les granules mu-

(1) Camerarius, *Lettre à Valentin*, 1694.
(2) Linné, *Philosoph. bot.*, 1735.
(3) Schelver, *Kritik der Lehre von Geschlechte der Pflanzen.*
(4) Henschel, *Ueber die Sexualität der Pflanzen.*
(5) Treviranus, *Die Lehre von Geschlechte der Pflanzen.*
(6) Amici, *Osservazioni microscopiche sopra varie piante.*
(7) Gærtner, *Ann. sc. nat.*, 1re série, t. X.
(8) Brongniart, *Ann. sc. nat.*, 1re série, t. XII.

queux) pour la formation de l'embryon, me paraît bien prouvé, etc. »

En 1883, la pénétration du tube pollinique dans le style des *Cereus* n'était pas encore observée et M. Kruttschnitt (1) la niait.

M. Guignard observa cette pénétration et décrivit la fécondation chez quelques Cactées. — Il sera longuement parlé de ce sujet dans le présent travail.

Deuxième problème. — L'embryon provient de l'ovule, qui est l'organe femelle, et non du pollen, qui est l'organe mâle.

Sous l'inspiration de Horkel, Schleiden (1837-1839) (2) édifia une théorie, dite théorie horkélienne, d'après laquelle l'embryon naîtrait dans l'extrémité du tube pollinique pour se fixer secondairement dans le sac embryonnaire de l'ovule. Cette théorie, vivement défendue par les pollinistes : Endlicher (1838), Wydler (3), Schacht, Bernhardi (1839) (4), Meyen (1841) (5), Geleznoff (1850) (6), fut vivement combattue par les vésiculistes, surtout par Hofmeister (1849) (7) qui définit la vésicule embryonnaire comme organe femelle.

Depuis cette époque, la théorie de Hofmeister a reçu de nombreuses confirmations.

Troisième problème. — Valeur des différentes vésicules du sac embryonnaire. — Leur rôle.

Les travaux de Hofmeister (1848-1849) (8) ont conduit

(1) J. Kruttschnitt, *The american Monthly microscop. Journal*, 1882, et *Bull. Soc. bot. de Belgique*, 1883.
(2) Schleiden, *Ann. sc. nat.*, 2e série, t. XI.
(3) Wydler, *Ann. sc. nat.*, 2e série, t. XI.
(4) Bernhardi, *Ann. sc. nat.*, 2e série, t. XII.
(5) Meyen, *Ann. sc. nat.*, 2e série, t. XV.
(6) Geleznoff, *Ann. sc. nat.*, 3e série, t. XIV.
(7) Hofmeister, *Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen.*
(8) Hofmeister, *loc. cit.* Le travail de Hofmeister fut précédé des notes de Gasparini qui, exagérant la théorie vésiculiste, faisait naître l'embryon de la vésicule du sac, sans fécondation. Il fut contemporain des beaux travaux de L.-R. Tulasne (1849 et 1855), qui contiennent un exposé très net de la question à cette époque. Vers la même époque, Hugo Mohl (1854) renversa complètement la théorie de Schleiden soutenue par Schacht, d'après la fameuse préparation de Deecke.

leur auteur à s'exprimer ainsi relativement aux vésicules qu'il venait de découvrir :

« Quant aux cellules qui se produisent vers l'extrémité chalazienne du sac, et que distingue souvent leur grosseur considérable, elles paraissent n'être destinées qu'à élaborer les matières nutritives pour l'embryon naissant. Elles ne concourent nullement à la formation de l'endosperme. » Et, pour ce qui est des trois vésicules embryonnnaires :

« Je les regarde comme ayant toutes primitivement la même valeur, et comme étant également aptes à se développer en embryon, bien que, dans la très grande majorité des espèces, on les voie avorter par des causes inconnues. L'oblitération des cellules qui périssent a lieu, tantôt avant, tantôt pendant, tantôt après la fécondation d'une d'entre elles qui reste active et vivante. »

Plus tard (1854), la formation de l'albumen est indiquée et comprise ; Hofmeister (1) admet encore la formation libre dans quelques cas, mais chez les Personées, il a vu l'albumen se former par division d'une seule cellule primitive; et cela, au moment où la vésicule embryonnaire, fécondée, commence à se former. En 1859-1861, Hofmeister (2) fixe dans un assez grand nombre de cas la formation de l'albumen.

Le troisième problème, défini plus haut, est double : il comprend :

1° La recherche de la valeur morphologique des cellules du sac embryonnaire, résultat que seules les méthodes embryogéniques permettent d'atteindre ; nous l'examinerons plus loin.

2° La recherche de la valeur biologique de ces cellules, c'est-à-dire la recherche de leur rôle.

a. Rôle de l'oosphère. — Un grand nombre de travaux, que j'aurai à mentionner pour d'autres résultats, ont défini l'oosphère la vésicule femelle : Hofmeister, Strasburger, Vesque, Treub, Mellinck, Guignard, etc.

(1) Hofmeister, *Notes embryologiques.*

(2) Hofmeister, *Neuere Beobachtungen. Neue Beiträge.*

b. Rôle du noyau secondaire. — Ce noyau, dont la formation sera indiquée plus loin, donne l'endosperme : recherches de Hofmeister, Strasburger, Guignard, etc. Cette partie de l'étude du sac embryonnaire de l'ovule peut être considérée comme très bien connue. Un seul point reste à préciser, au moins dans quelques cas : la date exacte de la formation endospermique.

c. Rôle des synergides. — Les synergides, sœurs de l'oosphère, perdent de leur netteté, soit un peu avant, soit un peu après la fécondation. Leur rôle n'est pas fixé avec certitude dans le cas général. M. Hérail (1) s'exprime ainsi, p. 120 :

« On voit en outre que le rôle des synergides dans la fécondation est maintenant considéré comme à peu près nul, et avec d'autant plus de raison que, dans le *Monotropa hypopitys*, le tube pollinique pénètre entre les deux calottes des synergides pour arriver jusqu'à l'oosphère. M. Strasburger les considère aujourd'hui (1889) comme des nourrices de l'œuf et aussi comme des éléments susceptibles d'attirer le tube pollinique vers l'oosphère. »

M. Guignard (p. 39 et p. 41) dit : « Il faut donc en conclure que les synergides peuvent être parfois déviées de leur fonction normale et participer de la nature spéciale de l'oosphère en devenant susceptibles d'être fécondées (2). »

Et dans son travail relatif aux Cactées, p. 280 : « D'ailleurs, on ne pourrait affirmer que, d'une façon générale, elles ne concourent jamais à la fécondation; étant donnée leur situation par rapport à l'oosphère, il serait étonnant qu'elles ne servissent jamais d'intermédiaire entre le tube pollinique et la cellule femelle (3). »

d. Rôle des antipodes. — Les antipodes, considérées par quelques botanistes comme des cellules de rejet, entrent

(1) Hérail, *Organes reproducteurs et formation de l'œuf chez les Phanérogames.*
(2) Guignard, *Recherches sur l'embryogénie des Légumineuses.*
(3) Guignard, *Observations sur les ovules et la fécondation des Cactées.*

assez vite en régression. M. Guignard (1), p. 141, s'exprime ainsi à leur sujet : « Elles apparaissent chez les Légumineuses comme des productions stériles dont la destinée offre une opposition frappante, malgré leur commune origine, avec les autres formations du sac. » Et, toujours à propos des Légumineuses, il dit : « Les antipodes disparaissent souvent avant la fécondation, par suite de la résorption du tissu nucellaire sous-jacent; d'ailleurs leur rôle, encore assez problématique, paraît terminé peu de temps après leur formation; dans d'autres plantes, au contraire, on les voit s'accroître d'une façon notable, même après la fécondation (2). »

Quatrième problème. — Étude intime du phénomène de la fécondation. — Constitution des noyaux sexuels et résultat de leur union.

Cette question, toute spéciale, se rattache à la recherche des chromosomes du noyau; elle a conduit à la découverte de la réduction chromatique dans les noyaux sexuels, et à la considération des centrosomes. Ces résultats sont dus aux travaux de Strasburger (1884) qui étendit aux végétaux la découverte de Hertwig, et aux recherches de M. Guignard (3); ils ont servi de base aux théories récentes de l'hérédité.

B. *Problèmes morphologiques.*

Premier problème. — Valeur morphologique de l'ovule (téguments et nucelle). — Dès 1814, Jäger étudiant un cas tératologique nomme les ovules des lobes des carpelles. Brongniart (1824) (4) employant la même méthode, formule les mêmes conclusions. Engelmann (1831) appuie, par ses recherches, les idées de Schleiden, qui voit dans l'ovule un bourgeon dont les téguments sont les feuilles (Théorie gemmaire).

(1) Guignard, *Légumineuses, loc. cit.*
(2) Guignard, *Sur l'origine du sac embryonnaire et le rôle des antipodes* (Bull. Soc. bot. de France, t. XXVIII, 1881).
(3) Guignard, voir la bibliographie générale, p. 53 et 54.
(4) Ad. Brongniart, *loc. cit.*

En 1871, M. Van Tieghem (1-2), complétant, pour ce qui est de l'ovule, la théorie foliaire de la fleur (Brongniart, Cramer), établit que l'ovule est un lobe foliaire de la feuille carpellaire. Les conclusions de son travail sont les suivantes : « La membrane (cas d'une enveloppe unique) représente le limbe sessile ou pétiolé du lobe foliaire transformé. Le nucelle en est une excroissance parenchymateuse; une sorte de gros poil dressé perpendiculairement à la surface, sur laquelle il s'insère par un cercle plus ou moins étendu, tandis que le limbe se replie autour de lui en forme de sac ou de capuchon. »

Des objections à cette manière de voir furent présentées par Trécul (1871-1872) (3). Cependant, les conclusions du travail de M. Van Tieghem furent adoptées par M. Le Monnier (4), dans son travail sur la nervation de la graine (1872) et par la plupart des botanistes.

Deuxième problème. — Valeur morphologique du sac embryonnaire. — D'après Hofmeister (1859-1861) (5) le sac embryonnaire des Orchidées proviendrait de l'agrandissement de la cellule supérieure de la série axile du nucelle, au-dessous d'une assise épidermique simple. — Strasburger (1877) nie ces faits, et la période qui s'est écoulée depuis 1877 a vu naître de nombreux travaux relatifs à trois points spéciaux du développement du sac embryonnaire :

a) Il est maintenant établi (travaux de Strasburger) (6), Warming (7), Fischer, Marshall Ward, Treub, Mellinck, Guignard) : que le sac peut se former directement de la cellule mère qui est toujours sous-épidermique; que le sac

(1) Van Tieghem, *C. R.*, t. LXXIII, 1871.
(2) Van Tieghem, *Note sur les divers modes de nervation de l'ovule et de la graine.*
(3) Trécul, *C. R.*, t. LX. *C. R.*, t. LXX.
(4) G. Le Monnier, *Recherches sur la nervation de la graine.*
(5) Hofmeister, *loc. cit.*
(6) Strasburger, voir la bibliographie générale, p. 53.
(7) Warming, *De l'ovule.*

peut en provenir indirectement : il y a alors formation soit d'anticlines, soit de cellules de calotte.

b) « Le sac embryonnaire ne provient jamais de la fusion de deux cellules, il est dû constamment à l'agrandissement d'une seule cellule. » (Guignard, *Sac embryonnaire*, p. 180.)

A cette question se rattachent les travaux de Warming, Vesque (1), d'une part, de Strasburger, Marshall Ward (2), Fischer (3), Guignard, d'autre part.

c) Valeur morphologique des cellules du sac, particulièrement de l'oosphère et du noyau secondaire. — Il n'y a pas de formation libre de cellules dans le sac embryonnaire.

Strasburger (1879) (4) a fixé la genèse des cellules du sac embryonnaire et a découvert la fusion des noyaux polaires, fusion observée un très grand nombre de fois depuis. Ces faits sont maintenant classiques.

La valeur de l'oosphère a été étudiée précédemment lors de l'examen de la constitution des noyaux sexuels.

La valeur des autres cellules est beaucoup plus problématique et, passant outre les homologies établies en prenant pour base les faits décrits par Vesque, je citerai les homologies déduites par M. Guignard (5) des recherches de Strasburger et de ses propres travaux : « Le sac embryonnaire est assimilable à une macrospore. Le prothalle, qui se forme dans la spore, est représenté, chez les Gymnospermes, par l'endosperme ; chez les Angiospermes, par les cellules de l'appareil sexuel, les antipodes et les deux noyaux polaires. Les cellules endospermiques peuvent s'adapter à des fonctions spéciales. Chez les Gymnospermes, l'une d'elles forme un archégone rudimentaire, et même chez le *Welwitschia*, elle devient directement oosphère. Cette réduction de l'archégone se continue chez les Angiospermes : les synergides,

(1) Vesque, *Développement du sac embryonnaire. Nouvelles recherches.*
(2) Marshall Ward, voir la bibliographie, p. 53.
(3) Fischer, *Ienaïsche Zeitschrift.*
(4) Strasburger. *Die Angiospermen und Gymnospermen.*
(5) Guignard, *Sac embryonnaire*, p. 189.

naissant en même temps que l'oosphère, ne peuvent pas être comparées aux cellules de canal des archégones; ce sont des cellules endospermiques, qui, par une adaptation à une fonction nouvelle, ont acquis une forme et une place spéciales. Enfin, l'albumen, qui naît après la fécondation par la division du noyau secondaire du sac embryonnaire, n'est que la reprise d'un développement interrompu. »

Troisième problème. — Vascularisation de l'ovule.

Les recherches de M. Van Tieghem (1), de Le Monnier (2) et les travaux particuliers des auteurs sur un assez grand nombre de plantes ont établi :

a) La présence de nervures dans le tégument externe *et* parfois même dans le tégument interne de l'ovule;

b) La symétrie des nervures par rapport à un plan;

c) L'absence d'éléments conducteurs dans le nucelle. G. Le Monnier (3) considère même ce caractère négatif comme un argument contre la théorie gemmaire de Schleiden, soutenue par Endlicher et Unger (4).

La solution du problème de la vascularisation de l'ovule est incomplète et nous verrons, dans le présent travail, que des observations précises font reconnaître, au moins dans quelques cas, des cellules allongées, à noyau filiforme, ressemblant de tous points à des éléments de protophloème, et placés dans l'axe du nucelle, de la chalaze au sac embryonnaire.

A l'étude des téguments ovulaires se relie étroitement l'étude de leurs transformations pour la constitution du *tégument* séminal. Pour cette question, toute spéciale, mentionnons les travaux de M. Brandza (5) et surtout les recherches de M. Guignard (6) qui ont résolu la question pour un très grand nombre de plantes.

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*
(2) G. Le Monnier, *loc. cit.*
(3) G. Le Monnier, *loc. cit.*, p. 296.
(4) Endlicher et Unger, *Éléments de botanique*, 1843.
(5) Brandza, *Développement des téguments de la graine.*
(6) Guignard, *Recherches sur le développement de la graine, etc.*

BUT DU TRAVAIL. — Comme on le voit par ce rapide exposé, notre connaissance de l'ovule et du sac embryonnaire est assez complète : mais il semble qu'un point ait été laissé dans l'oubli :

Le sac embryonnaire est une cellule privilégiée, dont le rôle prime celui de toutes les cellules voisines. L'importance des phénomènes dont il est le siège et la rapidité souvent fort grande des processus de développement à son intérieur, laissent à penser que, dans tous les cas, sa nutrition doit être bien assurée. Cette opinion, si simple et si facile à admettre, doit cependant recevoir une confirmation directe. Or jusqu'à présent, les auteurs, se plaçant aux divers points de vue que j'ai signalés, ont paru oublier cette confirmation; et ce n'est que par quelques remarques incidentes qu'ils ont signalé la présence de matières nutritives au voisinage du sac embryonnaire ou à son intérieur.

L'examen des travaux parus depuis le mémoire de Brongniart (1827), aussi bien que l'étude attentive des figures qu'ils renferment, m'ont montré la rareté des observations relatives à ce sujet; j'en citerai quelques-unes :

Le Dr Schacht (1), étudiant le développement de *Tropæolum majus*, dit : « Fréquemment, on voit, en outre (des vésicules dont il parle plus haut) dans le sac, un nucléus qui appartient à son utricule générateur, et des granules d'amidon qui flottent çà et là dans une masse liquide et grenue. » La figure jointe à son mémoire montre en effet une vingtaine de petits globules sphériques disséminés dans le sac embryonnaire. — Or les grains d'amidon de *Tropæolum majus* sont plus nombreux et plus volumineux que ne l'indique Schacht; la réaction de l'iode permet assez facilement de les mettre en évidence. La méthode de dilacération aux aiguilles, employée à cette époque, était probablement cause du départ de l'amidon.

Et p. 52 : « Le sac embryonnaire de la Capucine contient

(1) Dr Herm. Schacht, *Observations sur le développement de l'embryon dans le Tropæolum majus*, p. 48 et fig. 4 (Ann. des sc. nat. Bot., 4e série, t. IV, 1855).

des granules de fécule qui, chez les plantes ordinaires, ne flottent point ainsi dans la cavité embryonnaire, mais sont emprisonnés dans les utricules de l'endosperme. »

Tulasne (1) s'exprime ainsi à propos du sac embryonnaire de *Veronica*, p. 28 : « Au moment de la fécondation, il est abondamment rempli de matières grumeleuses, semi-transparentes, de nature albumineuse... ».

Page 81, à propos de l'ovule de *Cheiranthus cheiri*, Tulasne dit : « Des cellules particulières, d'une grande diaphanéité, dont le contenu liquide et incolore tient en suspension des matières granuleuses ou grumeleuses que j'ai vues plusieurs fois animées du mouvement brownien. » Ces cellules sont des sacs embryonnaires.

Page 91, dans le sac embryonnaire de l'*Isatis tinctoria*, l'auteur mentionne un liquide albumineux incolore.

En plusieurs endroits, de l'amidon est signalé dans l'ovule, mais en dehors du sac embryonnaire.

Dans son second mémoire, Tulasne dit à propos des Composées, p. 77 : « Le sac embryonnaire ne contient d'abord qu'un liquide où flottent quelques molécules de matière plastique; celles-ci sont seulement réunies en quantité plus abondante à son extrémité inférieure, qui est moins obtuse que la supérieure, dans laquelle naît la vésicule embryonnaire. »

M. Guignard (2), dans son beau travail sur l'embryogénie des Légumineuses, s'exprime ainsi, p. 25 : « Avant que la résorption des cellules latérales et supérieures se produise, des grains amylacés apparaissent au sein du protoplasma de la cellule inférieure (cellule mère du sac embryonnaire) et tout d'abord autour de son noyau; ils deviennent bientôt si nombreux qu'ils en remplissent entièrement la cavité. Le noyau, caché par l'amidon, n'est visible qu'après une immersion prolongée de l'ovule dans un liquide colorant appro-

(1) Tulasne, *Études d'embryogénie végétale* et *Nouvelles études d'embryogénie végétale* (Ann. des sc. nat. Bot., 3e série, t. XII, 1849, et 4e série, t. IV, 1855).
(2) Guignard, *loc. cit.*

prié. Cette accumulation remarquable de substance amylacée permet de reconnaître avec la plus grande facilité la cellule mère du sac embryonnaire. Les cellules supérieures, comme le reste de l'ovule, n'en contiennent pas; leur protoplasme est toutefois plus riche que celui du tissu nucellaire latéral. »... « Quand le sac embryonnaire est arrivé au contact de l'épiderme, l'amidon disparaît tout à coup. Deux noyaux sont visibles vers le milieu de la cavité, dans un protoplasma homogène également réparti, où se rencontrent çà et là quelques granulations très grosses. Comme la présence de l'amidon ne permet pas d'assister à leur division, etc... »

Pages 74-75, chez les Cytises: « Le noyau de la cellule mère se divise, avant la destruction du tissu superposé, au milieu de granulations brillantes dont quelques-unes ressemblent à des globules graisseux et noircissent rapidement au contact de l'acide osmique... »

L'auteur signale, p. 87, chez les *Ononis :* une cellule subapicale, remplie de grains plasmiques brillants, au sein desquels le noyau est à peine visible; — p. 101, chez le *Lupinus :* des granulations huileuses, jaunâtres, réfringentes, présentes dans le protoplasma du sac embryonnaire, avant la fécondation et jusqu'à une époque assez avancée du développement embryonnaire; — p. 139, l'auteur dit que la cellule mère de *Phaseolus* peut, comme celle de l'*Acacia*, contenir de la substance amylacée.

M. Guignard (1), dans une note sur laquelle j'aurai occasion de revenir, à propos de l'étude de la fécondation chez les Cactées, indique des grains amylacés dans le sac embryonnaire, p. 280: « On peut trouver aussi des grains d'amidon dans les synergides, lorsque la fécondation va se faire ou qu'elle a eu lieu. Dans les *Cereus*, elles en reçoivent aussi du tube pollinique, mais seulement après la pénétration directe de la substance fécondante dans l'oo-

(1) Guignard, *Observations sur les ovules et la fécondation des Cactées* (Bull. Soc. bot. de France, t. XXXIII, 1886, p. 276).

sphère, et au moment où elles deviennent diffluentes... »

Ces quelques citations prouvent que la question de la nutrition du sac embryonnaire reste entière.

Les recherches que cette question nécessite offrent, il est vrai, de grandes difficultés et, dans le cas le plus général, la solution est presque inabordable, un flux de matière nutritive ne pouvant guère être manifesté sur des objets aussi petits que le sont les ovules (1).

Mais, après examen des principales modifications de la matière nutritive dans les corps organiques, j'ai été amené, à l'exemple d'un grand nombre de biologistes, à considérer la phase de réserve de l'aliment, quel qu'il soit, comme très souvent réalisée et peut-être même comme nécessaire. Bien rares sont les exemples de l'emploi immédiat d'un aliment, et l'on sait, d'autre part, qu'une caractéristique générale de la matière vivante est la possibilité de la double transformation : glucose, matière amylacée (glycogène, amidon, etc.) ; matière amylacée, glucose.

Ramenant la question générale de l'étude de la nutrition du sac embryonnaire à celle plus spéciale de l'alimentation en matière ternaire, j'ai pensé qu'il ne serait peut-être pas

(1) Guignard, *Embryogénie des Légumineuses*, p. 65, s'exprime ainsi à propos du suspenseur des Viciées : « On peut se demander si le passage à l'intérieur du suspenseur des substances alimentaires en solution dans le liquide où il flotte ne s'effectuerait pas plus facilement qu'à travers la paroi cellulosique plus épaisse des cellules épidermiques de l'embryon... Il n'est d'ailleurs pas nécessaire, pour attribuer à cet organe un rôle dans la nutrition, que l'amidon s'y rencontre à une période quelconque. Cette substance n'est qu'une des formes multiples que peuvent affecter les hydrates de carbone, dont la mobilité se manifeste à chaque instant dans toutes les parties des végétaux en voie d'accroissement. La majeure partie des matières nutritives dans l'ovule est en dissolution dans le liquide cellulaire, sous forme de sucre réducteur dont les réactions apparaissent avec une grande intensité jusque vers l'époque de la maturité de la graine... Le glucose s'y rencontre (dans le suspenseur) même en plus grande abondance que dans le liquide de la cavité du sac embryonnaire, qui laisse souvent échapper une grosse bulle d'air lorsqu'on vient à l'ouvrir. Il n'en est pas moins difficile de préciser le rôle de cette substance dans cet organe, où sa présence est peut-être plutôt en rapport avec les divisions nucléaires multiples qui s'y rencontrent jusqu'à la période de ralentissement de son activité vitale. »

impossible de trouver dans le sac embryonnaire des réserves de cette nature. — Un grand nombre de recherches, d'abord infructueuses, ont été faites dans ce sens, et j'ai compris que la solution du problème m'échappait dans le cas général. Mais, recherchant les conditions de la mise en réserve, je pensai à m'adresser à des plantes toutes particulières : soit par la nature de leur appareil végétatif en rapport avec un genre de vie spécial favorisant la réserve, soit par la lenteur des phénomènes de la fécondation, cause qui peut agir sur le sac embryonnaire et favoriser encore la réserve.

L'étude des plantes grasses était tout indiquée. J'étudiai d'abord les Cactées et je pus me convaincre de l'importance de l'amidon de réserve pour le sac embryonnaire et les phénomènes de la fécondation (1). Puis, j'étendis ces premiers résultats aux plantes grasses autres que les Cactées, en leur comparant les plantes non grasses des mêmes familles. Enfin, je m'adressai aux plantes quelconques.

Les résultats de ces recherches, quoique incomplets, apportent un contingent, faible il est vrai, à la connaissance de la biologie de l'ovule; c'est la raison de ce travail.

Mais, en possession de matériaux si particuliers, j'ai pensé à les utiliser pour d'autres recherches. Comme on l'a vu précédemment, si le rôle de l'oosphère et celui du noyau secondaire sont bien définis, il n'en est plus de même pour les synergides et surtout pour les antipodes.

La genèse de l'oosphère et du noyau secondaire crée des cellules accessoires; on peut rechercher leurs homologies, mais on doit, à côté de cela, rechercher leur rôle.

Les bipartitions successives du noyau de la cellule mère définitive du sac embryonnaire semblent être la conséquence d'une loi mécanique et biologique tout à la fois, de division nucléaire, dont le sens nous échappe; là est probablement la cause de la naissance des cellules accessoires. Leur dis-

(1) D'Hubert, *C. R.*, 8 juillet 1895.

position répond-elle à une loi mécanique comme l'indique Hofmeister (1) :

« Autour de ces nucléus situés aux deux extrémités du sac, et d'abord seulement autour de ceux-ci, se forment des cellules sphériques libres. S'il n'existe généralement que trois de ces cellules vers l'extrémité micropylaire du sac, même dans les cas où il s'était développé plus de trois nucléus dans la moitié supérieure de cette cavité, on s'en rend facilement compte d'après des considérations mathématiques, en admettant que ce soient surtout les extrémités du sac qui soient douées de la faculté de former de nouvelles cellules. En effet, lorsqu'on agite un certain nombre de globules d'égal diamètre dans un cône creux médiocrement ouvert, on en voit toujours trois s'arranger selon un plan perpendiculaire à l'axe du cône. » Cela est bien possible ; mais l'oosphère est toujours insérée plus bas que les synergides, tandis que les antipodes sont très rarement à la même hauteur.

Il faut plutôt penser que la disposition des cellules à l'intérieur du sac embryonnaire est due au jeu des forces osmotiques, elles-mêmes sous la dépendance étroite de la nutrition. J'aurai l'occasion d'examiner ces faits dans le cours de ce travail.

Cependant, les cellules étant créées et disposées dans le sac embryonnaire, elles jouent certains rôles ; et ne faut-il pas chercher dans ces rôles la cause de leur état aux diverses époques de l'évolution du sac embryonnaire? C'est une question qui mérite examen et à laquelle je m'efforcerai de répondre, au moins dans les cas que j'ai pu observer.

Pour rechercher le rôle des cellules du sac embryonnaire, j'établirai par des observations attentives cette proposition biologique :

L'état des réserves (amidon), dans une cellule susceptible d'en présenter, est directement en rapport avec l'activité de cette cellule.

(1) Hofmeister, *Die Entstehung des Embryo ; eine Reihe mikroskopischer Untersuchungen*, Leipzig, 1849.

Cette proposition, établie pour le sac embryonnaire, et appliquée ensuite à ce sac, me permettra d'obtenir des indications précieuses sur l'importance relative des cellules à diverses périodes, et par suite, sur leur rôle.

Je suis heureux d'écrire en tête de ce travail le nom de M. le professeur Van Tieghem, auquel j'adresse mes respectueux remerciements pour sa bienveillance et pour la large hospitalité qu'il m'a accordée dans son laboratoire.

Les matériaux de ce travail ont été recueillis, pour la plus grande partie, aux serres du Muséum et dans les jardins de ce bel établissement. J'adresse mes remerciements à M. le professeur Maxime Cornu, ainsi qu'au chef des serres et au chef de l'École de botanique, qui m'ont toujours montré la plus grande bienveillance.

Je remercie également M. Naudin et M. Trabut pour leurs envois de plantes grasses du littoral méditerranéen, qui m'ont permis d'étendre les observations consignées dans ce travail.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Bibliographie générale.

1694. Camerarius (A. J.), *Lettre à Valentin.*

1735. Linné, *Philos. Bot.*

1812. Schelver, *Kritik der Lehre von Geschlechte der Pflanzen*, Heidelberg.

1821. Henschel, *Ueber die Sexualität der Pflanzen*, Breslau.

1822. Treviranus, *Die Lehre von Geschlechte der Pflanzen* (Vermischte Schriften, t. IV, Bremen).

1824. Amici, *Osservazioni microscopiche sopra varie piante* (Atti della Soc. Ital. d. Scienze, in Modena, XIX, 1823. Trad. dans Ann. sc. nat., 1re série, t. II).

1827. Gærtner, *Ann. sc. nat.*, 1re série, t. X.

1827. Brongniart (Ad.), *Mémoire sur la génération et le développement de l'embryon des végétaux phanérogames* (Ann. sc. nat., 1re série, t. XII).

1837. Schleiden (M. J.), *Sur la formation de l'ovule et l'origine de l'embryon dans les Phanérogames* (Acta Acad. Leopold. Carol. Natura curiosorum, et Ann. sc. nat. Bot., 2e série, t. XI, 1839).

1839. Wydler, *Note sur la formation de l'embryon* (Extrait : Ann. sc. nat. Bot., 2e série, t. XI).

1839. Bernhardi, *Sur la formation des graines sans fécondation* (Allgemeine Gartenzeitung, et Ann. sc. nat. Bot., 2e série, t. XI).

1841. Meyen, *Observations sur la fécondation des végétaux* (Ann. sc. nat. Bot., 2e série, t. XV).
1843. Endlicher et Unger, *Éléments de botanique.*
1846. Gasparrini (Guglielmo), *Note sur l'origine de l'embryon dans les graines des plantes phanérogames* (Ann. sc. nat. Bot., 3e série, t. V).
1850. Geleznoff, *Mémoire sur l'embryogénie du Mélèze* (Ann. sc. nat. Bot., 3e série, t. XIV).
1849. Tulasne (L. R.), *Études d'embryogénie végétale* (Ann. sc. nat. Bot., 3e série, t. XII).
1855. Tulasne (L. R.), *Nouvelles études d'embryogénie végétale* (Ann. sc. nat. Bot., 4e série, t. IV).
1855. Schacht (Herm.), *Observations sur le développement de l'embryon dans le Tropæolum majus* (Ann. sc. nat. Bot., 4e série, t. IV).
1848. Hofmeister, *Sur la manière dont s'opère la fécondation chez les Œnothérées* (Ann. sc. nat. Bot., 3e série, t. IX).
1849. Hofmeister, *Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen : eine Reihe mikroskopischer Untersuchungen*, Leipzig.
1854. Hofmeister, *Notes embryologiques* (Ann sc. nat. Bot., 4e série, t. III).
1858. Hofmeister, *Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen* (Pringsheim, Jahrbücher für....).
1859. Hofmeister, *Neue Beiträge zür Kentniss der Embryobildung der Phanerogamen* (Abhandlungen der Sachs. Gesellsch. der Wissensch. Leipzig, Bd. IV).
1861. Hofmeister, *Neue Beiträge zür Kentniss der Embryobildung der Phanerogamen* (Abhandlungen der Sachs. Gesellsch. der Wissensch. Leipzig, Bd. V).
1854. Hugo von Mohl, *Le prétendu triomphe de la théorie de la fécondation proposée par Schleiden* (Ann. sc. nat. Bot., 4e série, t. III).
1870-71. Hanstein, *Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dicotylen* (Botanische Abhandlungen).
1871. Van Tieghem, *C. R.*, t. LXXIII, 14 août.
1872. Van Tieghem, *Note sur les divers modes de nervation de l'ovule et de la graine* (Ann. sc. nat. Bot., 5e série, t. XVI).
1871. Trécul, *C. R.*, t. LX.
1872. Trécul, *C. R.*, t. LXX.
1872. Le Monnier (G.), *Recherches sur la nervation de la graine* (Ann. sc. nat. Bot., 5e série, t. XVI).
1874. Chatin (J.), *Études sur le développement de l'ovule* (Ann. sc. nat. Bot., 5e série, t. XIX).
1878. Strasburger, *Ueber Befrüchtung und Zelltheilung.* Iéna.
1879. Strasburger, *Die Angiospermen und Gymnospermen.*
1884. Strasburger, *Neue Untersuchungen über den Befrüchtungsvorgang bei den Phanerogamen.* Iéna.
1888. Strasburger, *Sur la division des noyaux cellulaires, la division des cellules et la fécondation* (Morot, Jour. de bot., 2e année).
1878. Warming, *De l'ovule* (Ann. sc. nat. Bot., 6e série, t. V).
1878. Vesque, *Développement du sac embryonnaire des Phanérog. angiospermes* (Ann. sc. nat. Bot., 6e série, t. VI).
1879. Vesque, *Nouvelles recherches sur le développement, etc.* (Ann. sc. nat. Bot., 6e série, t. VIII).
1880. Marshall (Ward), *A contribution to knowledge of the embryo-sac in Angiosperms* (Journal of the Linnæan Society, vol. XVII).

1880. FISCHER, *Ienaische Zeitschrift*, Bd. VII, Heft I.
1880. TREUB et MELLINK, *Notice sur le développement du sac embryonnaire chez quelques Angiosp.* (Archives néerlandaises, t. XV).
1882. KRUTTSCHNITT (J.), *The american Monthly microscop. Journal.*
1883. KRUTTSCHNITT (J.), *Soc. bot. de Belgique.*
1883. TREUB, *Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule* (Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg. Leyde, vol. III).
1889. HÉRAIL, *Organes reproducteurs et formation de l'œuf chez les Phanérogames.* Paris.
1891. BRANDZA (M.), *Développement des téguments de la graine* (Revue générale de botanique).
1881. GUIGNARD, *Sur l'origine du sac embryonnaire et le rôle des antipodes* (Bull. Soc. bot. de France, t. XXVIII).
1881. GUIGNARD, *Recherches sur l'embryogénie des Légumineuses* (Ann. sc. nat. Bot., 6e série, t. XII).
1882. GUIGNARD, *Sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes* (Revue des sciences naturelles de Montpellier, 3e série, t. I).
1885. GUIGNARD, *Recherches sur le noyau cellulaire* (Ann. sc. nat. Bot., 6e série, t. XX).
1886. GUIGNARD, *Observations sur les ovules et la fécondation des Cactées* (Bull. Soc. bot. de France, t. XXXIII).
1890. GUIGNARD, *Études sur les phénomènes morphologiques de la fécondation* (Bull. Soc. bot. de France, t. XXXVI).
1891. GUIGNARD, *Sur la nature morphologique des phénomènes de la fécondation* (C. R., t. CXII).
1891. GUIGNARD, *Nouvelles études sur la fécondation, comparaison des phénomènes morphologiques observés chez les plantes et chez les animaux* (Ann. sc. nat. Bot., 7e série, t. XIV).
1893. GUIGNARD, *Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal* (Jour. de bot., 7e année).
1894. GUIGNARD, *L'origine des sphères directrices* (Jour. de bot., 8e année).

PLAN DU TRAVAIL

L'ovule des Cactées;
L'ovule des Mésembryanthémées;
L'ovule des Crassulacées;
L'ovule des autres plantes grasses;
L'ovule des plantes non grasses.
Conclusions.

OVULE DES PLANTES GRASSES

On désigne sous le nom de plantes grasses des végétaux à tiges et feuilles épaisses, contenant dans leurs tissus une grande quantité d'eau de réserve. L'examen de ces plantes montre que leur forme et leur aspect, si particuliers, dépendent surtout du grand développement des parenchymes. Ce caractère, joint à la forte cutinisation de l'épiderme, donne à la physiologie des plantes grasses un intérêt tout spécial.

M. Aubert (1) a montré, qu'en dernière analyse, les modifications caractéristiques de ces plantes dépendaient de la présence de principes (acides organiques et gommes) contenus dans la cellule parenchymateuse surtout.

On est ainsi amené à penser, avec l'auteur (2), que le protoplasma des cellules des plantes grasses a des propriétés spéciales. Ces propriétés, qui ont une répercussion si grande sur l'appareil végétatif, sont aussi la cause de phénomènes particuliers dans l'appareil reproducteur. Ces phénomènes seront bien mis en lumière par l'étude de l'ovule et du sac embryonnaire.

Ces recherches offrent quelques difficultés que l'emploi de coupes en série, après inclusion dans la paraffine, permet de résoudre ; c'est la méthode que j'ai suivie. Elle a de plus cet avantage, qu'elle permet de vaincre une difficulté toute particulière, signalée par M. Guignard (3), dans des cas analogues : Le sac embryonnaire étant rempli d'amidon, il est difficile d'observer les phénomènes dont ce sac est le siège.

(1) M. E. Aubert, *Recherches physiologiques sur les plantes grasses* (Thèse de Paris, 1892).
(2) M. Aubert, *loc. cit.*, p. 3.
(3) Voir p. 47 et 48 de ce mémoire.

L'OVULE DES CACTÉES

Développement du mamelon ovulaire. — Mode d'insertion des ovules dans la cavité ovarienne. — Payer (1), dans son *Traité d'organogénie de la fleur*, s'exprime ainsi : « Les ovules ne naissent pas isolément sur les placentas. A un certain âge, la surface placentaire, qui était unie, se mamelonne en commençant par la partie inférieure... puis chacun de ces mamelons se mamelonne à son tour, et produit un petit groupe d'ovules. Cette subdivision ou ramification des placentas est un fait important qui s'observe dans d'autres familles. »

D'autre part M. Guignard (2) dit : « Dans les *Cereus*, l'ovule est porté à l'extrémité d'un funicule relativement très long, qui est lui-même une ramification d'un tronc principal pourvu d'un faisceau fibro-vasculaire d'autant plus gros que le nombre des branches qu'il émet est plus élevé. Ce tronc commun peut fournir dans le *C. tortuosus*, que je prendrai pour exemple, jusqu'à 30 branches ou funicules secondaires, se terminant chacun par un ovule. A ma connaissance, une semblable ramification n'a pas encore été signalée. La longueur et le nombre des branches du funicule principal varient nécessairement, et de manière que les ovules puissent occuper aussi bien la partie centrale que la périphérie de la cavité ovarienne. »

Ces citations (3) montrent que la question du mode d'in-

(1) Payer, *Organogénie de la classe des Cactoïdées* (Ann. sc. nat. Bot., 3e série, t. XVIII, 1852). — *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. Paris, 1857, p. 363.

(2) Guignard, *Observations sur la fécondation des Cactées* (*loc. cit.*, p. 277).

(3) Aucune figure relative à la ramification des funicules n'accompagne ces mémoires.

Les genres suivants ont été étudiés :

G. *Cereus* (Haw.) : *C. flagelliformis* (Haw.). — *C. nycticalus* (Link). — *C. triangularis* (Haw.). — *C. speciosissimus* (Desf.) et *C. Malissoni* (Hort.) hybride de *C. flagelliformis* et de *C. speciosissimus*.

G. *Echinopsis* (Zucc.) : *E. oxygona* (Zucc.). — *E. Eyriesii* (Zucc.). — *E. cinnabarinus* (Hook.). — *E. Pentlandii* (Salm.). — *E. Rollandi*.

G. *Echinocactus* (Link et Otto) : *E. denudatus* (Link et Otto).

G. *Epiphyllum* (Salm.) : *E. Gærtneri*. — *E. makoyanum*.

sertion des ovules mérite examen; pour la résoudre, j'ai suivi le développement du mamelon ovulaire, et j'ai été amené à considérer trois cas principaux :

Premier cas. — Les ovules sont insérés séparément. — Le mamelon ovulaire produit un seul ovule. Chez l'*Opuntia glaucophylla*, les funicules sont presque rectilignes, non ramifiés, et insérés par petits groupes de 4-6 dans une cavité ovarienne ellipsoïde. Chez l'*Opuntia Salmiana*, la cavité ovarienne, presque sphérique, contient environ 20 ovules insérés séparément par des funicules courts.

On observe les mêmes faits chez le *Cereus flagelliformis* et chez l'*Epiphyllum Gærtneri.*

Deuxième cas. — Les groupes d'ovules forment des ramifications simples. — Le premier mamelon qui se développe sur le placenta se divise et présente à sa surface plusieurs mamelons dont chacun formera un funicule avec un ovule. Suivant l'époque du second mamelonnement, la branche funiculaire commune est plus ou moins importante. Elle l'est très peu chez les *Phyllocactus* (fig. 1), elle l'est plus chez le *Cereus speciosissimus* (fig. 2).



Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6. — Ramification du funicule des ovules. — 1, *Phyllocactus*; 2, *Cereus speciosissimus*; 3, 4, *Cereus triangularis*; 5, *Echinopsis Rollandi*; 6, *Cereus nycticalus.*

Chez le *Cereus triangularis*, les funicules sont placés côte à côte, à cause d'un allongement simultané des mamelons ovulaires (fig. 3), ou bien ils sont disposés comme dans une

G. *Mamillaria* (Haw.) : *M. multiceps* (Salm.). — *M. Wildiana* (Otto).
G. *Opuntia* (Tourn.) : *O. Ficus indica* (Mill.) — *O. glaucophylla* (Windl.). — *O. missouriensis* (DC.). — *O. Salmiana* (Parmt.). — *O. tomentosa* (Salm.).
G. *Phyllocactus* (Link) : *P. crenatus* (Salm.). — *P. phyllantoides* (Salm.) et *P. Ackermani* (Hort.), *P. grandiflorus* (Hort.), P. Dr Hernu (Hort.), P. Rosa Bonheur (Hort.), P. G. Alexandre (Hort.), etc., ces derniers étant des hybrides.
G. *Rhipsalis* (Gært.) : *R. brachyata* (Hook.) ou *R. Saglionis* (Lem.). — *R. cassytha* (Gært.). — *R. funalis* (Salm.). — *R. bambusoides.* — *R. gonocarpa.* — *R. paradoxa* (Salm.) ou *Hariota alternata* (Lem.). — *R. suarensis.* — *R. swartziana* (Pfr.). — *R. zanzibarensis.*

grappe (fig. 4). L'*Echinopsis Rollandi* montre mieux cette ramification en grappe simple (fig. 5).

Troisième cas. — Les groupes d'ovules forment une ramification composée. — Le premier mamelon qui se développe sur le placenta produit plusieurs mamelons (de 2e ordre) qui à leur tour fournissent des mamelons de 3e ordre donnant les ovules. Suivant l'époque de ces formations successives, l'aspect de la ramification obtenue est fort variable. Ce que je puis dire de plus général, c'est que la ramification répond toujours au type grappe ; je n'ai jamais observé de ramification en cyme. J'ai figuré une disposition fréquente chez le *Cereus nycticalus* (fig. 6).

Les trois cas ainsi définis souffrent de nombreuses transitions et l'on trouve ordinairement plusieurs dispositions dans un même ovaire.

Ainsi, chez le *Phyllocactus phyllantoides*, les ovules placés à la base de la cavité ovarienne sont isolés ; ceux placés un peu plus haut sont réunis en grappes simples, de 2, puis de 3, 4..., ovules. Enfin, au sommet de la cavité ovarienne, on observe des ovules groupés en grappes composées. Or, la cavité ovarienne est étroite à la base et va s'élargissant vers le sommet.

La comparaison des cavités ovariennes des fleurs citées plus haut permet aussi de remarquer que les funicules les plus ramifiés sont placés dans les cavités ovariennes les plus volumineuses, surtout les plus larges.

Résumé. — Chez les Cactées, les ovules sont disposés de façon à occuper le mieux possible la cavité ovarienne de la fleur. Ils sont insérés séparément dans les cavités ovariennes peu larges et dans les portions peu larges des cavités ovariennes. Ils sont groupés en grappes, simples ou composées, dans les autres cas. Ces dispositions sont en rapport avec le nombre, souvent très grand, des ovules dans un même ovaire (1).

(1) J. Kruttschnitt (cité par M. Guignard, *loc. cit.*, p. 276) a observé 3000 ovules environ dans une fleur de *Cereus grandiflorus*. — J'ai souvent

Étude morphologique du funicule et de l'ovule jusqu'à sa maturité.—Baillon (1) définit ainsi l'ovule de l'*Opuntia:* Ovule anatrope à funicule généralement développé, plus ou moins enroulé autour de l'ovule et s'élargissant vers son sommet pour former une sorte d'enveloppe supplémentaire, origine de l'arille. M. Guignard (2), parlant de l'ovule du *Cereus tortuosus*, dit : « L'ovule campylotrope a son micropyle ramené presque au contact du funicule qui le porte et qui se recourbe sur lui comme une boucle pour le recouvrir. » « Le tégument ovulaire interne fait saillie en dehors de l'externe, et son extrémité s'évase en recouvrant les bords de ce dernier. »

J'ai suivi le développement de l'ovule chez plusieurs Cactées. Je me bornerai à décrire ce développement en choisissant les principaux stades chez diverses plantes, à cause de la grande uniformité des phénomènes. J'étudierai en suite le cas de l'ovule des *Opuntia*.



Fig. 7, 8, 9. — Développement de l'ovule. — 7, *Rhipsalis brachyata*; 8, *Cereus speciosissimus*; 9, *Cereus nycticalus* (G. = 50).

Le mamelon ovulaire, dont la largeur est à peine de $0^{mill},05$ s'allonge en présentant une légère incurvation. Il atteint une longueur de $0^{mill},1$ avant que son sommet arrondi ne présente aucune trace de différenciation. Bientôt, la cellule axile sous-épidermique se différencie de ses voisines par son volume légèrement plus grand et son noyau plus facilement colorable. En même temps, le bourrelet qui donnera le tégument ovulaire interne apparaît, d'abord sur le bord convexe du mamelon, puis de proche en proche, tout autour de ce mamelon. L'apparition du tégument externe suit de très près celle du tégument

compté 1 000 ovules environ chez les *Phyllocactus*, et 1 800-2 500 ovules chez les *Cereus triangularis* et *Cereus nycticalus*.

(1) Baillon, *Histoire des Plantes*, IX.

(2) M. Guignard, *Fécondation des Cactées* (*loc. cit.*, p. 277).

interne et elle se fait de la même manière (fig. 7). Le tégument interne se développe vite, et il atteint presque le sommet du nucelle quand le bourrelet d'origine du tégument externe est complet (fig. 8 et fig. 9).

La chalaze est délimitée. Elle est fort petite et conservera ses dimensions.

Bientôt, l'incurvation du funicule (maintenant délimité) augmente, c'est-à-dire que l'ovule s'enroule dans son funicule. Cet enroulement se fait toujours dans le plan de symétrie du mamelon ovulaire; et si l'ovule est quelquefois déjeté de côté, c'est à cause de son voisinage d'un autre ovule ou de la paroi ovarienne (1). Ce plan est aussi le plan de symétrie de l'ovule.

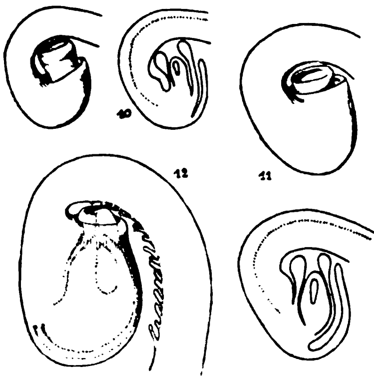


Fig. 10, 11, 12. — Développement de l'ovule (suite). — *Phyllocactus;* 12, ovule complètement développé (G. = 50).

Dès que le tégument interne a dépassé le sommet du nucelle, il se dédouble et forme un bourrelet, de plus en plus épais, sur son bord supérieur. Par suite, l'endostome se forme peu à peu et se rétrécit (fig. 10 et 11). Pendant ce temps, le tégument externe se développe, toujours plus rapidement sur la face convexe de l'ovule, et il atteint le bourrelet du tégument interne (fig. 10 et fig. 12), qu'il ne dépassera jamais. Chez les *Phyllocactus*, *Opuntia*, *Cereus*, *Mamillaria*, *Rhipsalis*, le bourrelet du tégument interne est assez volumineux, tandis que le bord du tégument externe est mince (fig. 12). Chez les *Echinopsis*, c'est le contraire qui a lieu (fig. 13). Dans tous les cas, le micropyle est formé par le tégument interne seul.

(1) J'ai observé quelques enchevêtrements de funicules : le funicule d'un ovule étant compris dans la boucle d'un funicule voisin. Ces cas sont fort rares.

Enveloppement de l'ovule par le funicule. — Le funicule ovulaire, presque rectiligne chez les *Epiphyllum* où sa base est un peu élargie, est légèrement courbé chez les *Rhipsalis* (fig. 7). Chez les autres Cactées, il forme autour de l'ovule une boucle plus ou moins étendue, et sa base s'insère sur l'ovule suivant une large surface. Cette base du funicule est simplement élargie chez les *Phyllocactus* (fig. 12); elle est élargie et fortement épaissie chez les *Cereus*, où elle forme un bourrelet (fig. 15). Elle est encore plus épaisse chez les *Echinocactus*, où elle constitue une sorte de gros éperon à la hauteur de l'insertion de l'ovule (chalaze). Dans tous ces épaississements, le cordon vasculaire du funicule va directement de ce funicule à la chalaze où il se termine. Le funicule a une section circulaire lorsqu'il se détache du placenta ou du groupe des funicules dont il fait partie. Il conserve cette forme jusque vers le bord supérieur de l'ovule, où il commence à s'élargir en s'aplatissant sur sa face concave ; puis, en face du micropyle, il creuse cette face en forme de gouttière (fig. 14) et s'élargit rapidement pour embrasser l'ovule le long du raphé. Cet élargissement se voit très bien chez les *Cereus* (fig. 15).



Fig. 13, 14, 15. — 13, coupe de l'ovule de l'*Echinopsis cinnabarinus*, faite perpendiculairement au plan du funicule (G. = 50); 14, section du funicule d'un ovule de *Cereus* (G. = 125); 15, ovule de *Cereus speciosissimus* complètement développé (G. = 50).

Chez les *Opuntia*, le développement de l'ovule se fait de la même façon que chez les *Phyllocactus*, mais l'ovule s'enroule plus fortement dans le funicule, de façon à s'y trouver complètement enveloppé (1). Le funicule se creuse en une gout-

(1) Payer, dans son *Traité d'organogénie de la fleur*, mentionne l'enroulement de l'ovule de l'*Opuntia* dans le funicule et le représente par les figures 31, 32 de la planche 78. Ces figures ne montrent pas l'enveloppement complet de l'ovule, enveloppement qui est déjà achevé à la période qui est représentée. La figure 34 laisse croire que l'enroulement est dissy-

tière profonde, et forme, en outre du raphé, un circuit de 1 tour chez les *Opuntia Salmiana*, *Op. glaucophylla*, *Op. tomentosa*, de 1 tour et demi chez l'*Opuntia missouriensis* où il y a soudure complète de la coque funiculaire et du funicule.

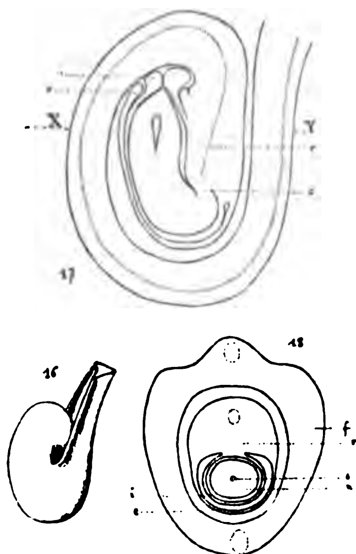


Fig. 16, 17, 18. — Ovule d'*Opuntia Salmiana*. — 16, vue extérieure (G. = 20); 17, section faite dans le plan de symétrie (G. = 50); 18, section transversale passant par la ligne XY de la fig. 17 (G. = 50). — *i*, tégument interne ; *e*, tégument externe; *r*, raphé; *c*, chalaze; *n*, nucelle; *f*, funicule; *s*, sac embryonnaire.

Cet enroulement est symétrique et fait ressembler l'ovule à la coquille d'un Nautile (fig. 16). La portion du funicule ainsi enroulée est assez large pour former une enveloppe complète à l'ovule (fig. 18) qui se trouve ainsi protégé par ses deux téguments et par cette nouvelle formation. Cette coque funiculaire est une arille. Elle s'applique exactement sur l'ovule chez l'*Opuntia ficus indica;* elle en est un peu distante chez les autres *Opuntia*.

Le faisceau vasculaire du funicule reste dans le plan de symétrie (plan d'enroulement) et va se terminer sous la chalaze, toujours fort petite (fig. 17).

Les ovules de l'*Opuntia*, pressés les uns contre les autres, présentent souvent des facettes qui n'affectent guère que la coque funiculaire. Ces facettes déforment l'ovule ; on les retrouve sur la graine.

Papilles du funicule. — Ses matières de réserve. — M. Guignard (1), parlant du funicule de l'ovule du *Cereus tortuosus*,

métrique et que l'ovule est porté en avant du plan d'enroulement du funicule.

(1) M. Guignard, *Fécondation des Cactées* (*loc. cit.*, p. 277).

s'exprime ainsi : « Le tronc principal, sur tout son pourtour, et chacune de ses branches, sur sa face concave voisine du micropyle, portent des papilles ou des poils qui proviennent de l'allongement des cellules superficielles et se dirigent obliquement vers l'ovule. Par le fait même de la courbure du funicule, les poils les plus rapprochés de l'ovule arrivent au contact du micropyle. Ils représentent le tissu conducteur à l'intérieur de l'ovaire, et l'on devine facilement que cette disposition a pour but de permettre aux tubes polliniques d'arriver plus facilement jusqu'aux ovules situés au centre de la cavité ovarienne, laquelle peut avoir, dans quelques espèces, près de 2 centimètres de diamètre au moment de la fécondation. » — « Les poils contiennent de nombreux grains d'amidon, qui existent aussi dans les cellules sous-jacentes, *mais l'ovule en est dépourvu.* »



Fig. 19. — Région micropylaire et funicule de l'ovule du *Cereus flagelliformis* (G. = 50).

Ces papilles ne sont pas également développées chez toutes les Cactées; il n'y en a pas chez les *Opuntia;* elles sont fort courtes chez les *Phyllocactus;* elles présentent leur maximum de développement chez les *Cereus* (fig. 12, 15, 19).

Ces poils contiennent un noyau assez volumineux et de nombreux grains d'amidon répartis assez irrégulièrement, surtout concentrés vers l'extrémité du poil (pl. III, fig. 20).

Le funicule contient, dans son parenchyme, de très nombreux grains d'amidon, surtout dans les cellules placées dans les 2-3 assises au-dessous de l'épiderme villeux; ces cellules sont allongées dans le sens de l'axe du funicule, et je les considère comme formant un tissu conducteur pour les tubes polliniques (fig. 14). Chez les *Opuntia*, la coque funiculaire est abondamment pourvue d'amidon; elle ne présente pas de papilles. Je n'ai pas observé de tubes polliniques à son intérieur, mais je pense qu'il n'est pas nécessaire que ces tubes fassent le tour complet de cette coque pour arriver au micropyle; venant de la partie libre du funicule, ils peuvent

passer latéralement par le point de réflexion du funicule enveloppant, et traverser ainsi la coque funiculaire pour se porter à la hauteur du micropyle.

Forme de l'ovule. — Chez toutes les Cactées, le nucelle ovulaire présente une incurvation qui continue la courbure du funicule. Le nucelle est peu arqué chez les *Cereus*, *Phyllocactus;* il l'est plus chez les *Opuntia*, particulièremeut chez l'*O. tomentosa* où la partie chalazienne du nucelle forme un diverticule qui remonte parallèlement à l'axe de l'ovule.

L'ovule des Cactées possède donc une double courbure; il est amphitrope. Cette forme de l'ovule, plus ou moins arqué, plus ou moins enroulé dans son funicule, est une conséquence d'un même phénomène, l'accroissement inégal du mamelon ovulaire en rapport avec le besoin de protection de l'ovule qui doit être protégé contre les variations brusques des conditions extérieures. La coque funiculaire des *Opuntia* crée autour de l'ovule un milieu relativement constant. Ces phénomènes reconnaissent donc la même cause que la carnosité de l'appareil végétatif des Cactées : le besoin pour la plante de résister aux conditions de milieu auxquelles elle est soumise ; ce sont des faits d'adaptation.

Remarquons que l'ovule des végétaux, qui peut être nu, s'entoure habituellement d'un ou de deux téguments, et cela par une *involution* des tissus superficiels du mamelon ovulaire. Chez les Cactées, il porte une enveloppe supplémentaire plus ou moins importante, mais pouvant être complète, et cela par un enroulement de l'ovule dans son funicule élargi. — Ce sont deux procédés d'enveloppement différents, mais tendant à un même but : la protection de l'ovule.

Résumé :

A. *Funicule.* — Le funicule ovulaire des Cactées présente les caractères suivants :

1° Il a toujours (à tous les états du développement) une grande importance (volume) par rapport à l'ovule.

2° Il s'enroule autour de l'ovule, dans son plan de symé-

trie, en formant autour de lui, soit une boucle, soit une enveloppe complète (*Opuntia*).

3° Il est parcouru par un cordon vasculaire unique, placé dans le plan de symétrie, et s'arrêtant sous le disque chalazien.

4° Il présente des papilles ou poils épidermiques, développés surtout en face du micropyle ovulaire, et convergeant vers lui.

5° Il contient une grande quantité d'amidon de réserve, dans les cellules de son parenchyme et dans les papilles mentionnées plus haut.

De ces faits, je conclus que le funicule ovulaire des Cactées protège l'ovule, lui sert d'organe nourricier par ses réserves abondantes, et le place dans les meilleures conditions possibles pour que les tubes polliniques arrivent à leur destination (1).

B. *Ovule*. — L'ovule des Cactées est amphitrope, à deux téguments. — Son hile est très large, sa chalaze fort étroite. — Les téguments, d'origine épidermique, n'ont que deux assises cellulaires, sauf sur leur bord élargi en bourrelet. L'appareil micropylaire est formé par le tégument interne seul qui délimite un micropyle assez long, réduit à un pertuis virtuel que le tube pollinique devra entr'ouvrir pour son passage.

Le nucelle ne contient pas d'amidon. Au moment du complet développement de l'ovule et du sac embryonnaire, celui-ci est recouvert de deux, rarement d'une seule assise de cellules; ces cellules sont très allongées, et leurs membranes limitantes subissent une gélification, ce qui permet un accès facile du tube pollinique jusqu'au sac embryonnaire. L'écartement de ces cellules recouvrant le sac forme quelquefois une sorte de canal micropylaire au sommet du

(1) M. Guignard, *Fécondation des Cactées* (*loc. cit.*, p. 278), s'exprime ainsi : « Dans le *C. tortuosus*, la vingtième partie des ovules seulement est fécondée, bien qu'il réunisse les meilleures conditions possibles pour que les tubes polliniques arrivent à leur destination. »

nucelle; mais, ce canal est petit par rapport au diamètre du tube pollinique, et celui-ci devra, dans tous les cas, écarter ces cellules ou les comprimer devant lui, pour se frayer un passage jusqu'au sac embryonnaire.

Développement du tégument séminal. — Bien que l'examen de cette question soit en dehors de l'étude que je me suis proposée, il est bon de fixer, très succinctement, les transformations qui donnent le tégument séminal chez les Cactées.

Les téguments ovulaires comprennent chacun deux assises : un épiderme externe et un épiderme interne. A l'époque de la fécondation, on observe les différenciations suivantes : L'épiderme superficiel du tégument externe (assise n° 1) (fig. 21) est formé de cellules larges, dessinant par leur assemblage une sorte de pavage fort régulier et constituant une assise élevée. L'épiderme interne de ce même tégument (assise n° 2) est moins élevé et ses cellules sont plus petites.

La même disposition se retrouve dans le tégument interne, où l'assise extérieure (n° 3) est formée de cellules assez grandes à parois minces, tandis que l'assise intérieure (n° 4) a des cellules plus petites, à parois un peu épaissies.

Pendant le développement de l'embryon et la formation de la graine, les assises 3 et 4 deviennent un peu plus nettes. L'assise 1 est le siège d'un épaississement cuticulaire de plus en plus marqué (fig. 21). Les cellules de l'assise 4 épaississent peu leurs membranes. L'assise 3 disparaît d'abord, puis l'assise 2.

A la maturité de la graine, c'est-à-dire plusieurs mois après la fécondation, on ne distingue dans le tégument séminal que la paroi, considérablement épaissie, de l'assise 1 ; il est fort difficile de retrouver, de place en place, quelques vestiges des autres assises cellulaires, particulièrement de l'assise 4. — Ainsi, chez les Cactées, le tégument séminal provient des enveloppes ovulaires, spécialement du tégument ovulaire externe.

Le nucelle ne prend aucune part à cette formation.

Rôle du funicule dans la formation de la graine et du fruit. — Vu la grande importance du funicule pour l'ovule, il était intéressant de rechercher si ce funicule jouait un rôle dans la constitution de la graine ou du fruit.

Le fruit des Cactées est une baie, à pulpe abondante et sucrée, souvent comestible. La formation de cette pulpe n'a jamais fait, à ma connaissance, l'objet d'une étude suivie.

Chez quelques Cactées, *Mamillaria, Epiphyllum*, quelques *Rhipsalis*, la pulpe se constitue aux dépens de la paroi ovarienne, c'est un mésocarpe et un endocarpe succulents. — Chez les *Phyllocactus*, *Cereus*, *Echinocactus*, les funicules, plus ou moins ramifiés, plus ou moins recourbés autour des ovules, prennent une grande part à la formation de la pulpe. Ils la constituent entièrement en son centre et concourent, avec les bourrelets placentaires exagérés, à former cette pulpe dans sa région périphérique. Autour de cette pulpe molle englobant les graines, se trouve la paroi du fruit, qui répond à la constitution ordinaire du péricarpe d'une baie.

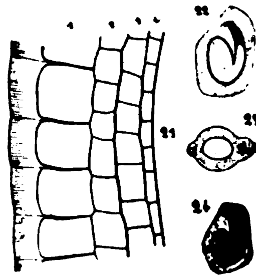


Fig. 21, 22, 23, 24. — 21, téguments de la graine mûre du *Rhipsalis zanzibarensis*. Coupe transversale (G. = 200); 24, graine d'*Opuntia tomentosa* (G. = 2); 22, section longitudinale; 23, section transversale.

Chez les *Opuntia*, les choses sont différentes. L'ovule, dont le nucelle est fortement courbé, donne une graine arquée recouverte par le tégument séminal coloré en noir et très dur. Cette graine est enveloppée par une zone parcheminée continue, qui dessine un bourrelet annulaire dans le plan de symétrie de la graine et autour d'elle; cette enveloppe est formée par la coque funiculaire que j'ai décrite et figurée plus haut (fig. 22, 23, 24).

La graine, développée au contact des graines voisines, présente souvent des facettes qui la déforment et lui enlèvent sa symétrie bifaciale; dans les cas où cette déformation est

faible, la graine est lenticulaire; son contour est elliptique, très légèrement aplati en 5 ou 6 endroits, ce qui simule un polygone à angles arrondis. Un bourrelet limite ce contour.

Par transparence, on distingue dans la graine, au centre du tissu parcheminé, une masse noire, en forme de virgule dont la pointe se continue jusqu'à l'extérieur ; c'est la graine proprement dite.

Ce court exposé de l'aspect et des fonctions du funicule chez les Cactées montre que ce funicule a une importance toute particulière qu'il ne possède pas chez les autres plantes. Il est aisé de remarquer, en même temps, que l'on trouve tous les degrés du développement, depuis le funicule court et rectiligne des *Epiphyllum*, jusqu'au funicule si contourné et si volumineux des *Opuntia*.

Développement du sac embryonnaire. — Au moment où le mamelon ovulaire, légèrement incurvé, atteint $0^{mm},1$ de longueur environ, la cellule sous-épidermique axile se différencie de ses voisines, par son volume légèrement plus grand et son noyau plus facilement colorable (1). Pendant que l'ovule se développe et acquiert sa forme définitive, la cellule sous-épidermique s'allonge ; son contenu est un protoplasme très granuleux, avec un noyau de plus en plus volumineux. Ce noyau peut atteindre un diamètre de 10-12μ; son nucléole est très gros.

Quand l'ovule est complètement développé, la cellule sous-épidermique donne le sac embryonnaire par 3 bipartitions successives de son noyau. Le sac embryonnaire provient donc directement de la cellule sous-épidermique axile du nucelle.

Le développement du sac embryonnaire se fait ainsi (2) : Le noyau de la cellule mère se divise en orientant son fuseau selon l'axe du sac et les deux noyaux filles se portent

(1) Voir plus haut, p. 59.

(2) Dans cet exposé, j'aurai surtout en vue le sac embryonnaire du *Phyllocactus*, auquel se rapportent les figures de la planche I. — J'exposerai plus loin les variantes observées chez les autres Cactées.

(pl. I, fig. 1) aux quarts de la longueur de ce sac. Tandis que le protoplasme se dispose autour d'eux, une vacuole se forme dans l'intervalle qui les sépare. En même temps, de petits grains d'amidon apparaissent au sein du protoplasme (pl. I, fig. 2). Leur nombre augmente assez rapidement, surtout au voisinage des noyaux. Chaque grain d'amidon est exactement sphérique et paraît inclus dans une petite vacuole du protoplasme; la réaction de l'iode montre nettement ces petites sphères entourées d'une zone d'enveloppe séparée du grain par un très petit intervalle (pl. I, fig. 7').

A ce moment, le sac embryonnaire est assez exactement ovoïde, il est symétrique par rapport à l'axe du nucelle.

La deuxième bipartition se fait : pour le noyau inférieur, dans le plan de symétrie de l'ovule (1) ; pour le noyau supérieur (2), dans le plan perpendiculaire. Ces 2 bipartitions se font perpendiculairement à l'axe du sac embryonnaire. C'est là un fait général chez les Cactées ; il ne rentre pas dans le schéma général donné par M. Strasburger et d'après lequel la bipartition du noyau inférieur se fait parallèlement à l'axe du sac embryonnaire. Les grains d'amidon augmentent en nombre et en grosseur ; ils se disposent autour des 4 noyaux. Le sac embryonnaire possède maintenant une symétrie bilatérale ; sa vacuole centrale est fort agrandie.

La troisième bipartition se fait : pour les deux noyaux inférieurs, perpendiculairement au plan de symétrie ; pour les deux noyaux supérieurs, parallèlement à l'axe du sac embryonnaire. De sorte que la tétrade inférieure forme un quadrilatère perpendiculaire à l'axe du sac ; la tétrade supérieure formant un parallélogramme dans un plan perpendiculaire au plan de symétrie et passant par l'axe.

Les grains d'amidon sont nombreux et quelques-uns ont atteint un diamètre de 2 μ. Chaque noyau des deux té-

(1) Le plan de symétrie de l'ovule est le plan qui comprend le funicule (voir plus haut, p. 60).

(2) J'appellerai noyau supérieur celui qui est dans la partie du sac embryonnaire voisine du sommet du nucelle.

trades en possède, autour de lui, une même quantité. Jusqu'ici, tous les phénomènes ont obéi à une symétrie parfaite; il n'en sera plus de même désormais.

Évolution de la tétrade supérieure (*pl. I*, *fig.* 3). — Les deux noyaux les plus élevés s'entourent d'une masse protoplasmique limitée et vont peu à peu se placer dans le plan de symétrie du sac embryonnaire par une rotation d'un quart de cercle autour de l'axe du sac. Ces deux cellules ont acquis leur place définitive; elles se différencieront en *antipodes*.

Des deux noyaux inférieurs de cette tétrade, l'un se rapproche du plan de symétrie en restant au même niveau, c'est le *noyau de l'oosphère;* l'autre, voisin de la paroi du sac embryonnaire, s'abaisse un peu le long de cette paroi, c'est le *noyau polaire supérieur* qui est rejoint plus tard par l'un des noyaux de la tétrade inférieure.

Évolution de la tétrade inférieure (*pl. I*, *fig.* 3). — L'un des noyaux de cette tétrade, presque diamétralement opposé au noyau polaire supérieur, s'élève un peu le long de la paroi du sac embryonnaire, puis se porte à la rencontre du noyau polaire supérieur pour se placer à côté de lui; c'est le *noyau polaire inférieur*.

Le noyau de la tétrade inférieure diamétralement opposé au précédent s'abaisse le long de la paroi du sac embryonnaire et se place peu à peu dans la partie inférieure de ce sac; c'est le noyau de l'*antipode inférieure* (1).

Enfin, les deux derniers noyaux de cette tétrade conservent leurs positions; ce sont les *noyaux des deux antipodes supérieures* (2).

Remarquons que les 3 bipartitions successives ont porté 6 noyaux près de la paroi du sac embryonnaire, et ont placé 2 noyaux dans des conditions spéciales; ce sont, le noyau polaire supérieur et le noyau de l'oosphère.

La marche des noyaux dans le sac embryonnaire se fait

(1,2) Je donnerai plus loin la raison de ces dénominations.

ainsi dans les *Phyllocactus*, dans les *Rhipsalis*, les *Cereus*.

J'ai observé quelques variantes à ces phénomènes; ainsi, j'ai trouvé plusieurs exemples de synergides occupant, après complète différenciation, leur position première dans le plan perpendiculaire au plan de symétrie; cela, particulièrement chez le *Cereus speciosissimus*. Le rapprochement des 2 noyaux polaires peut aussi se faire vers le milieu du sac (1).

Évolution des synergides. — Dès que la masse protoplasmique, qui entoure le noyau de la synergide, se limite pour former une cellule, le noyau se place excentriquement en se portant vers la partie supérieure de cette masse (pl. I, fig. 3). La cellule devient pyriforme, avec un renflement inférieur dans lequel se creuse bientôt une vacuole. Puis la cellule s'allonge (pl. I, fig. 5). Le noyau est placé à peu près au tiers supérieur de la hauteur totale de la cellule, il est entouré d'un protoplasme très abondant, très granuleux,

(1) *Résumé de la marche des noyaux dans le sac embryonnaire.* — Les figures 25, 26, 27, 28, 29 montrent sous forme schématique la naissance des huit noyaux du sac et les chemins qu'ils décrivent pour occuper leurs

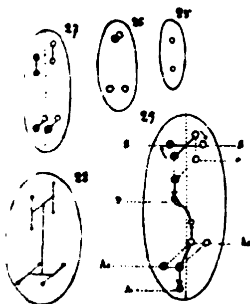


Fig. 25, 26, 27, 28, 29. — *s*, *s*, synergides; *o*, oosphère; *P*, *P*, noyaux polaires; *As*, *As*, antipodes supérieures; *Ai*, antipode inférieure.



Fig. 30, 31. — Schéma de l'ovule du *Phyllocactus*. — 30, section faite dans le plan de symétrie; 31, section faite perpendiculairement à ce plan.

places définitives. Les figures 25, 26, 27 sont relatives aux trois bipartitions successives; la figure 28 les résume toutes les trois. Enfin la figure 29 montre la rotation des synergides, la marche de l'antipode inférieure et des noyaux polaires.

Le plan de ces figures est le plan de symétrie du sac embryonnaire.

qui est le siège d'un dépôt important d'amidon, surtout à la pointe de la synergide.

Quand les synergides sont complètement formées (pl. I, fig. 7), elles sont pyriformes et très allongées; elles occupent plus du tiers supérieur du sac embryonnaire. Chacune d'elles contient, au-dessus d'une vacuole inférieure, un protoplasme très dense gorgé de grains d'amidon de 1 à 2 μ de diamètre environ. Les noyaux des deux synergides sont à la même hauteur, vers le milieu de chacune d'elles ; ces noyaux sont volumineux et possèdent un gros nucléole portant lui-même une petite vacuole.

L'espace compris entre les deux synergides est une bande étroite qui laisse voir l'oosphère placée derrière les synergides. Comme les synergides sont minces sur leurs bords internes (1), cet espace ne forme pas un canal ; il est produit par l'écartement des synergides sous l'effort de la cellule oosphère dont la grande vacuole se développe à cette hauteur ; la figure 6 de la planche I montre la vacuole de l'oosphère derrière les synergides.

L'accroissement des synergides et particulièrement leur élongation sont des phénomènes contemporains de l'extension en avant du sac embryonnaire dont le sommet s'accuse de plus en plus.

Ces phénomènes sont corrélatifs d'une accumulation de l'amidon dans les synergides, surtout vers leur partie supérieure.

Évolution de l'oosphère. — Le début de l'évolution de l'oosphère rappelle beaucoup l'évolution d'une synergide, avec cette différence, que le noyau est excentré vers la partie inférieure de la cellule, tandis que la vacuole est au-dessus de ce noyau.

La figure 4 de la planche I représente la cellule oosphère au moment où se creuse la vacuole. Le contour général est nettement pyriforme.

(1) Ce que montrent bien les coupes faites perpendiculairement à l'axe du sac embryonnaire.

La cellule oosphère s'accroît plus vite dans la direction parallèle au plan de symétrie, ce qui la fait paraître aplatie et large (pl. I, fig. 7) quand on la regarde de face, tandis qu'elle est plus étroite quand elle est vue de profil (pl. I, fig. 6). Cette cellule s'incurve de façon à porter sa base contenant le noyau vers le plan de symétrie du sac embryonnaire, à la hauteur des vacuoles des synergides. Tout le protoplasme s'accumule bientôt dans cette partie inférieure et entoure le noyau; l'amidon qui occupait assez uniformément la cellule à son origine, se trouve maintenant dans ce protoplasme, surtout près du noyau auquel il forme très souvent une sorte d'auréole. Ces grains d'amidon ont 2 μ de diamètre environ. La vacuole de l'oosphère s'étend jusqu'au sommet du sac embryonnaire; mais son contour disparaît assez vite et la cellule oosphère semble ouverte à sa partie supérieure.

Le noyau de l'oosphère est volumineux, moins gros cependant que ceux des synergides.

Évolution des antipodes. — Les noyaux de la tétrade inférieure sont placés près de la paroi du sac embryonnaire; l'un d'eux se porte vers le haut du sac, c'est le noyau polaire inférieur; celui qui lui est opposé commence son mouvement d'abaissement. Les trois antipodes sont alors semblables; elles sont formées chacune : par un noyau à contour net, avec gros nucléole, par du protoplasma entourant le noyau et par des grains d'amidon à peu près en égale quantité pour les trois antipodes (1).

Bientôt, des différences s'accusent : L'antipode opposée au noyau polaire inférieur s'abaisse en cheminant le long de la paroi du sac; son amidon disparaît peu à peu, son protoplasme devient plus clair, son noyau s'efface graduellement. Les deux autres antipodes ont à peu près conservé leur premier état; elles contiennent toujours de l'amidon.

(1) Les antipodes ne forment pas chez les *Phyllocactus* des cellules distinctes.

Le sac embryonnaire s'est agrandi, allongé, dans sa partie inférieure (1).

Les trois antipodes sont maintenant appliquées contre la paroi du sac; l'antipode inférieure s'efface de plus en plus, le noyau perd la netteté de son contour et disparaît presque complètement. Les deux antipodes supérieures passent graduellement par les mêmes états que l'antipode inférieure. J'ai souvent remarqué que les deux antipodes supérieures avaient une évolution parallèle et contemporaine quand elles étaient à la même hauteur. Tandis que, si l'une d'elles occupait une position un peu inférieure par rapport à l'autre, elle entrait plus vite en régression, son amidon disparaissait plus tôt. La figure 7 de la planche I montre que l'espace qu'occupaient les antipodes dans la figure 5 est maintenant occupé par la masse protoplasmique du centre du sac embryonnaire.

Évolution des noyaux polaires. — Ces deux noyaux quittent les deux tétrades supérieure et inférieure pour se porter près de la paroi du sac embryonnaire; chacun d'eux est entouré de protoplasme et de grains d'amidon. Leur présence le long de la paroi occasionne une légère saillie de celle-ci; ce que montre la figure 3 de la planche I; là, le protoplasme est plus dense. Ces deux saillies s'agrandissent et le sac embryonnaire présente une double bosse (fig. 5, pl. I); une grande vacuole occupe toujours le centre du sac et le protoplasme qui l'entoure se charge de grains d'amidon.

Puis le noyau polaire inférieur se porte à la rencontre du noyau polaire supérieur qui est presque toujours un peu plus volumineux. Ces deux noyaux se disposent très près l'un de l'autre dans le protoplasme pariétal du sac embryonnaire, du côté opposé à l'oosphère, mais non loin d'elle,

(1) Cet agrandissement du sac à sa base ne ressort pas immédiatement de l'examen des figures de la planche I à cause de l'élargissement exagéré du sac dans sa portion moyenne. Il suffit, pour observer l'allongement du sac à sa base, de mesurer les figures successives, toutes dessinées au même grossissement.

puisque la partie inférieure de l'oosphère s'est incurvée jusque dans le plan de symétrie, et que d'autre part les noyaux polaires sont placés obliquement dans une couche épaisse de protoplasme pariétal. Ce protoplasme augmente, il contient de très nombreux grains d'amidon qui se disposent surtout dans sa partie inférieure et autour des deux noyaux polaires qui en sont complètement entourés. Ces grains d'amidon ont un diamètre variant de 3 à 5 μ en moyenne.

Les deux noyaux polaires ne se fusionnent pas. Je les ai toujours observés côte à côte et j'ai pu, dans tous les cas, m'assurer que leur limite commune persistait. Quand ils ne sont pas très rapprochés, ils sont sphériques; dans le cas contraire, ils ont une face de contact; leurs nucléoles sont distincts et conservent leur position centrale par rapport aux noyaux.

État du sac embryonnaire apte à être fécondé. — Les phases du développement que je viens de décrire sont de courte durée, et, au milieu de préparations de sacs embryonnaires relatives à ces phases, il est fort difficile d'en trouver deux exactement au même état. — Au contraire, il est une préparation que l'on rencontre maintes fois, et qui reproduit le même stade avec des variations insignifiantes, c'est celle qui montre les diverses cellules du sac au dernier degré de leur évolution décrite plus haut.

Pour ces raisons, et pour d'autres tirées de l'examen du sac embryonnaire à l'époque de la fécondation, je considère comme apte à être fécondé un sac embryonnaire qui présente les caractères suivants (v. pl. I, fig. 7):

Le sac embryonnaire contient :

1° Deux synergides allongées (1), à contours nets, à protoplasme abondant gorgé d'amidon ; chacune d'elles possède un noyau placé à mi-hauteur et une vacuole protoplasmique placée à sa partie inférieure;

(1) Le grand allongement des synergides se rencontre surtout chez les plantes gamopétales.

2° Une oosphère voisine des synergides, possédant un noyau entouré de protoplasme et d'amidon;

3° Deux noyaux polaires voisins, entourés d'amidon, et placés dans le protoplasme pariétal du sac embryonnaire, autour d'une grande vacuole centrale.

Je considère le rôle de l'appareil antipode comme terminé au moment où cet état est acquis. Le contenu de la grande vacuole centrale est formé d'un liquide et assez souvent d'une grosse bulle gazeuse que l'on peut voir par l'observation directe du sac embryonnaire mis à nu.

Modifications principales que présente le sac embryonnaire de l'ovule des Cactées.

G. *Cereus.* — Le sac embryonnaire du *Cereus* ne diffère de celui du *Phyllocactus* que par la forte dimension des noyaux des synergides, la petitesse des antipodes et la rencontre des deux noyaux polaires vers le milieu du sac. J'ai rencontré dans les *Cereus* quelques sacs embryonnaires dont les synergides étaient dans le plan perpendiculaire au plan de symétrie de l'ovule; et j'ai observé une synergide possédant un noyau double, formé de deux noyaux accolés, avec deux nucléoles contigus.

G. *Echinopsis.* — Le sac embryonnaire des *Echinopsis* est, dans sa partie inférieure, moins arrondi que chez les *Phyllocatus;* il contient en son centre, autour des noyaux polaires, une quantité plus grande d'amidon. Les antipodes restent visibles assez longtemps; elles contiennent de l'amidon, souvent jusqu'à l'époque de la fécondation.

G. *Epiphyllum.* — Le sac embryonnaire des *Epiphyllum* a les mêmes dimensions que celui des *Phyllocactus;* il contient des synergides très allongées, presque égales à la demi-longueur du sac. Les antipodes sont logées dans un cul-de-sac assez accentué. Les grains d'amidon placés autour des noyaux polaires sont, aux mêmes stades, plus gros que chez les *Phyllocactus.*

G. *Rhipsalis.* — Le sac embryonnaire des *Rhipsalis* est

allongé, plus étroit dans sa partie inférieure développée en pointe que dans sa partie supérieure. L'orientation des cellules y est la même que chez les *Phyllocactus*. Les synergides sont peu allongées. Les noyaux polaires sont entourés de nombreux grains d'amidon. Les antipodes évoluent comme celles des *Phyllocactus*, mais leur effacement est beaucoup moins rapide et, dans leur position définitive, elles sont placées les unes au-dessus des autres, dans la pointe inférieure du sac embryonnaire (fig. 32, 33, pl. III).

Peu après leur séparation de la tétrade inférieure, l'une d'elles, l'antipode inférieure, descend et perd son amidon; les deux autres antipodes restent nettement visibles (fig. 33, *a*). Puis, ces antipodes se déplacent en s'abaissant inégalement vers la partie inférieure du sac qui devient de plus en plus étroite (fig. 33, *b*) et finit par être assez aiguë (fig. 32). Les antipodes disparaissent alors graduellement.

Les faibles modifications du sac embryonnaire que je viens de mentionner montrent que le sac embryonnaire de l'ovule des Cactées est construit sur un type uniforme; elles ne permettent pas de dire, par l'examen du sac embryonnaire, quel est le genre de Cactées auquel appartient l'ovule étudié.

Transformations du sac embryonnaire consécutives à l'absence de tube pollinique. — La fécondation est la cause de modifications très importantes du sac embryonnaire, que j'étudierai plus loin. Mais la fécondation peut avoir lieu tardivement ou même ne pas se faire; dans ce cas, l'ovule se flétrit, et il n'est pas sans intérêt de rechercher ce que devient le sac embryonnaire.

Quand l'ovule, échappant à la fécondation, se flétrit, sa partie chalazienne, surtout celle qui est du côté convexe, se décolle des téguments et se déprime de façon à diminuer de beaucoup l'épaisseur de l'ovule. Seule, la région micropylaire conserve assez longtemps ses dimensions et son aspect.

Les phénomènes de régression qui se produisent dans le sac embryonnaire affectent d'abord sa partie inférieure. Dans cette partie, le contour du sac perd sa netteté, et bientôt il est impossible de fixer ses limites; il paraît se prolonger jusque dans la région chalazienne, et cela, à cause de la résorption du nucelle. Au contraire, dans la région micropylaire du sac, la régression est plus lente (v. pl. II, fig. 8-9).

Le sommet des synergides conserve sa position, mais les synergides subissent une rétraction qui est surtout sensible à leur base. Dans chacune d'elles, la vacuole diminue par retrait du protoplasme qui la limite inférieurement et elle se réduit à une fente dont les contours sont indécis. Le protoplasme est de plus en plus clair, le noyau s'applique à la partie supérieure de la vacuole et s'efface. L'amidon persiste quelque temps, principalement auprès du noyau, puis il disparaît complètement, laissant dans le protoplasme de petits espaces circulaires où étaient inclus les grains amylacés.

L'oosphère s'étire vers la base en se rapprochant des noyaux polaires; son amidon disparaît, tandis que son noyau s'applique sur la paroi inférieure de l'oosphère. Ce noyau s'efface plus vite que les noyaux des synergides et il a disparu alors que ceux-ci peuvent encore être observés.

Les deux noyaux polaires se disposent dans une grande traînée plasmique reliée d'une part aux synergides et à l'oosphère, se terminant d'autre part en filaments étoilés, derniers vestiges des trabécules plasmiques du sac embryonnaire. La grande traînée plasmique centrale contient de l'amidon dont les grains, assez volumineux au début, vont en décroissant en quantité et en grosseur; cet amidon persiste quelque temps après la disparition de celui des synergides, puis il disparaît à son tour. Seuls, les deux noyaux polaires, *non fusionnés*, survivent aux autres éléments du sac. Ces noyaux s'effacent un peu plus tard.

En résumé : la disparition des cellules du sac se fait dans l'ordre suivant :

Pour les 3 antipodes : avant la fécondation ou peu après celle-ci.

Pour l'oosphère : quand les réserves du sac embryonnaire sont épuisées.

Pour les synergides : après l'oosphère.

Pour les noyaux polaires : en dernier lieu.

De ces faits, je ne retiens ici qu'une conclusion : Tous les phénomènes qui se produisent dans le sac embryonnaire en l'absence de tube pollinique ont pour but de permettre à l'oosphère de persister le plus longtemps possible.

Ces faits nous aideront à fixer les divers rôles des cellules du sac embryonnaire.

Pollinisation et fécondation. — La fécondation est particulièrement difficile chez les Cactées, et M. Guignard (1), parlant de ce phénomène chez le *Cereus tortuosus*, s'exprime ainsi : « La vingtième partie des ovules seulement est fécondée, bien qu'il réunisse les meilleures conditions possibles pour que les tubes polliniques arrivent à leur destination. Si l'on remarque que le style a plus de 6 centimètres de longueur, on s'expliquera plus facilement qu'il s'écoule un temps assez considérable entre le moment de la pollinisation et celui de la fécondation ; d'après mes expériences, ce n'est guère que la troisième semaine après la germination du pollen sur le stigmate que les tubes parviennent aux ovules. »

La difficulté de la fécondation et le petit nombre des réussites tiennent à deux causes principales : d'une part, les grandes dimensions des pièces florales, particulièrement du style ; d'autre part, le grand nombre d'ovules que contient la cavité ovarienne.

Les dimensions des fleurs des Cactées sont essentiellement variables, depuis la petite fleur des *Mamillaria*, *Rhip-*

(1) M. Guignard, *Fécondation des Cactées*, *loc. cit.*, p. 278.

salis, jusqu'aux fleurs géantes des *Cereus nycticalus* et *C. triangularis* qui atteignent jusqu'à 30 à 35 centimètres de longueur.

Les fleurs de moyenne dimension se trouvent chez les *Phyllocactus*, les *Echinocactus*, les *Rhipsalis*, les *Eviphyllum*, le *Cereus speciosissimus*, etc., elles ont une longueur variant de 3 à 15 centimètres environ.

Le nombre des ovules contenus dans la cavité ovarienne est de même très variable ; j'ai cité, page 58, un *Cereus grandiflorus* avec 3 000 ovules, des *Cereus triangularis* et *nycticalus* avec 1 800-2 500 ovules ; les ovaires du *Phyllocactus* contiennent environ 1 000 ovules, de même chez le *C. speciosissimus*.

Ces nombres sont beaucoup moins élevés chez les *Epiphyllum*, *Mamillaria*, *Opuntia*, *Rhipsalis* dont la cavité ovarienne, plus petite, contient de 30 à 60 ovules environ.

Pour rechercher le temps qui s'écoule entre le moment de la pollinisation et celui de la fécondation, j'ai fait un grand nombre de pollinisations artificielles qui m'ont conduit aux résultats suivants (1) : Chez un *Cereus nycticalus* où le style mesurait 28 centimètres de long, à partir de son insertion sur l'ovaire, j'ai trouvé environ 100 ovules (sur 2 000) contenant un tube pollinique, au bout d'un mois ; les ovules non fécondés étaient flétris et la fécondation était pour eux devenue impossible. Chez 5 *Cereus triangularis* où le style mesurait de 18 à 24 centimètres, j'ai trouvé une proportion de 1 ovule sur 20 ayant reçu un tube pollinique, trois semaines après la pollinisation.

Mais ce sont les fleurs de *Phyllocactus* qui m'ont fourni, à ce sujet, les données les plus précises; j'ai pu féconder comparativement des fleurs à divers états de leur épanouissement, et dans des conditions différentes. J'ai toujours obtenu le plus grand nombre de réussites en fécondant les fleurs dès le début de leur épanouissement, au moment où

(1) Ces recherches ont été poursuivies dans la serre des plantes grasses du Muséum d'Histoire naturelle où la floraison a été fort belle cette année.

les pétales, légèrement écartés, laissaient voir les étamines et le syle; j'écartais alors les branches stigmatifères pour y déposer le pollen, en choisissant celui-ci sur les étamines les plus centrales qui, à ce moment, sont à peine en déhiscence.

Dans ces conditions, j'ai obtenu un nombre d'ovules fécondés égal au quinzième du nombre total des ovules de chaque fleur. L'arrivée des tubes polliniques aux ovules se fait douze à quinze jours après le dépôt du pollen sur le stigmate. — Les variations que l'on observe dans cette durée sont en rapport avec la longueur du style dans les différentes fleurs; les moyennes que j'ai observées m'ont conduit à accorder au tube pollinique un avancement moyen de trois quarts de centimètre par jour.

Chez les *Mamillaria*, les *Rhipsalis*, où les fleurs sont petites, j'ai seulement remarqué que la fécondation suivait de près l'ouverture de la fleur. Ici, le nombre des ovules fécondés peut égaler la moitié du nombre des ovules contenus dans la cavité ovarienne.

Temps pendant lequel l'ovule reste apte à être fécondé. — Le sac embryonnaire apte à être fécondé, que j'ai défini plus haut, page 75, se trouve dans l'ovule d'une fleur non épanouie, deux à trois jours environ avant son épanouissement chez les *Phyllocactus*, trois à cinq jours chez les *Cereus nycticalus*, *C. triangularis*. A cette époque, la fleur est complètement formée, ses étamines bien développées contiennent un pollen arrivé à maturité.

La pollinisation se produit probablement dès l'ouverture de la fleur (1). Comme on l'a vu précédemment, la fécondation peut avoir lieu, une, deux, ou même trois semaines seulement après cette pollinisation. Pendant ce temps, le sac embryonnaire de l'ovule est le siège de phénomènes qu'il est bon d'étudier pour connaître son état au moment de l'arrivée du tube pollinique devant le micropyle.

(1) Dans les nombreuses pollinisations que j'ai faites, je me suis toujours placé dans ces conditions, qui m'ont paru les meilleures.

Les synergides perdent un peu la netteté de leur contour et forment une masse unique par réduction, puis disparition du petit espace qui les séparait. Leur sommet commun forme une calotte réfringente due à l'accumulation de matière plasmique. L'amidon disparaît peu à peu à leur intérieur, mais il en reste une petite quantité. Les noyaux des synergides sont moins nettement visibles (voy. pl. II, fig. 10). Les antipodes ont disparu complètement et la partie inférieure du sac embryonnaire, très agrandie aux dépens du nucelle, est de moins en moins facile à limiter.

La nutrition du sac embryonnaire est toujours active; les grains d'amidon se forment plus nombreux et plus gros; ils s'amassent surtout au voisinage des deux noyaux polaires voisins; leur diamètre atteint 6 μ pour les plus volumineux; leur nombre, difficile à évaluer, est d'environ une centaine chez les *Phyllocactus*. Le noyau de l'oosphère s'entoure de grains d'amidon qui se disposent en une auréole autour de lui. Ces grains ont un diamètre de 3 μ environ (pl. II, fig. 10).

Le sac embryonnaire arrivé à cet état est encore apte à être fécondé. Il a donc conservé cette aptitude pendant tout le temps exigé par le développement du tube pollinique, c'est-à-dire pendant deux ou trois semaines; il a même accru ses réserves nutritives.

Si à ce moment aucun tube pollinique n'arrive à l'ovule. celui-ci se flétrit et son sac embryonnaire est le siège de phénomènes déjà étudiés. — Si, au contraire, l'ovule doit être fécondé, on observe les phénomènes suivants :

La fécondation (1). — Dès que le tube pollinique a touché l'ombilic que présente à son sommet le tégument ovulaire interne, et pendant qu'il s'ouvre un passage jusqu'au sac embryonnaire, ce sac subit des modifications (pl. II,

1) Je dois m'excuser ici de ne pas apporter dans l'étude des phénomènes de la fécondation des renseignements nouveaux relatifs aux sphères attractives et à l'arrangement de la substance chromatique pendant la karyokinèse. La difficulté de l'observation de phénomènes qui se passent au sein de l'amidon est la raison de cette lacune. Malgré cela, je crois devoir faire mention des états que j'ai observés.

fig. 10) (1). L'une des synergides se rétracte et son noyau s'élève comme pour aller à la rencontre du tube pollinique. La vacuole de cette synergide se trouve ainsi fort agrandie. L'autre synergide conserve sa forme, mais son noyau s'abaisse et se rapproche du noyau de l'oosphère qui occupe toujours la même position.

Les deux noyaux polaires se fusionnent puis se divisent (pl. II, fig. 10) au sein de l'amidon, pour donner 2 noyaux qui se divisent à leur tour, mais avec une inégale rapidité, en produisant 4 ou 5 noyaux, déjà formés au moment de la rencontre des noyaux reproducteurs; je reviendrai plus loin sur cette formation hâtive de l'albumen.

Le tube pollinique arrive au contact de la paroi du sac embryonnaire qu'il refoule, puis résorbe, et s'applique sur la calotte réfringente du sommet des synergides. Là il s'étale à la façon d'un bâton de cire chaude qu'on appuie sur un plan. La paroi du bourrelet ainsi formé qui avoisine la vacuole de l'oosphère subit une gélification (pl. II, fig. 11) et permet le passage du noyau mâle (2). Ce noyau chemine dans la grande vacuole de l'oosphère, placée le long des synergides, et s'unit au noyau femelle; puis une bipartition donne les deux premiers noyaux de l'embryon. La fusion

(1) M. Guignard, dans sa *Note sur les ovules et la fécondation des Cactées*, s'exprime ainsi, p. 278 : « La paroi du sac embryonnaire, au sommet, est gonflée et se confond avec la partie supérieure des synergides transformée en une calotte réfringente; à côté d'elles, et un peu au-dessus, est insérée l'oosphère, toujours beaucoup plus volumineuse et au moins une fois plus longue que les synergides. Arrivée au contact du sac embryonnaire, l'extrémité du tube se renfle, soit en restant arrondie, soit en s'étalant contre la paroi avec laquelle elle se confond bientôt, soit même en poussant latéralement un prolongement qui va s'appliquer vis-à-vis de l'oosphère. Dans le protoplasma réfringent qui la remplit, j'ai vu parfois la substance chromatique du noyau encore incomplètement diffusée peu de temps avant son passage à travers la paroi. Dans tous les cas, une fois qu'elle a traversé la membrane gonflée, ramollie et brillante, on ne la retrouve plus immédiatement au contact de l'extrémité du tube; sous l'influence de la poussée qu'elle subit, elle parvient rapidement dans l'oosphère. »

(2) Je n'ai pas observé ce passage, qui doit être très rapide, et je ne sais pas si le noyau sort du tube pollinique dans son intégrité, ou si seulement la « substance chromatique du noyau, diffusée », passe à travers la paroi, comme le dit M. Guignard (p. 278).

des noyaux sexuels, et la bipartition qui lui succède, se font au sein même de l'amidon dont les grains, d'un diamètre de 2 μ, entourent complètement la figure de division (1).

Début de la formation de l'embryon et de l'albumen. — Quand la fécondation se fait assez tôt pour que la quantité de réserves amylacées du sac embryonnaire soit encore assez grande, la fusion des 2 noyaux polaires et la bipartition consécutive se produisent dès l'arrivée du tube pollinique au micropyle (pl. II, fig. 10). Dans ce cas, la formation de l'albumen suit une marche régulière, normale (2) :

Les 2 premiers noyaux de l'albumen, formés au sein de l'amidon, se séparent l'un de l'autre et se portent : l'un vers l'oosphère, l'autre dans la partie inférieure du sac. Chacun d'eux est volumineux (8-10 μ), contient un gros nucléole vacuolaire. Ces noyaux se déplacent en entraînant une quantité à peu près égale d'amidon, la moitié de ce qui était dans le sac embryonnaire au stade précédent ; ces grains amylacés sont souvent aussi gros que le noyau et forment un groupement dont le noyau est le centre. Ces 2 noyaux se divisent au sein de l'amidon et l'albumen, au stade 4, comprend 2 noyaux supérieurs dont l'un est voisin de l'oosphère (pl. II, fig. 11), et 2 noyaux inférieurs dont l'un se divise rapidement.

C'est ordinairement à ce stade 5 que la fécondation a lieu; la quantité d'amidon contenue dans le sac embryonnaire est alors maximum (pl. II, fig. 11).

Je n'ai jamais rencontré plus de 5 noyaux à l'albumen au moment de la fécondation; mais, plusieurs fois, j'ai observé cette fécondation alors que le sac embryonnaire ne contenait que 4, ou même 2 noyaux d'albumen; et il était facile de remarquer que la quantité d'amidon

(1) La présence de l'amidon rend difficile l'étude des figures de division, et il m'est impossible de donner avec certitude le nombre des anses chromatiques, nombre qui peut être voisin d'une douzaine dans la figure karyokinétique représentée pl. II, fig. 11).

(2) Je désignerai les principaux états de l'albumen en formation, en comptant le nombre de ses noyaux, par les noms : stade 2, stade 4, etc.

entourant ces noyaux était beaucoup plus petite que dans le cas ordinaire. L'ovule n'ayant reçu que tardivement le tube pollinique, le sac embryonnaire avait presque épuisé ses réserves, et les premiers phénomènes du développement de l'albumen étaient plus lents que dans le cas habituel.

L'édification de l'albumen se continue par des bipartitions successives des premiers noyaux, bipartitions qui se font toujours au sein de l'amidon, et chaque noyau en est toujours entouré.

Au stade 16 de l'albumen, environ, à chaque noyau sont accolés 3 à 6 grains (pl. II, fig. 12) amylacés de 6 μ de diamètre. Au stade 32, environ, l'amidon a presque complètement disparu ; sa disparition sera totale.

Pendant que ces phénomènes se produisent dans le sac embryonnaire, le proembryon se constitue ainsi : La première bipartition, faite parallèlement à l'axe du sac, donne 2 noyaux qui se divisent à leur tour dans des directions perpendiculaires à la première, et perpendiculaires entre elles ; puis les 2 noyaux inférieurs se divisent. Le proembryon a 6 cellules, et l'on peut, à ce stade, reconnaître que les 4 cellules inférieures appartiennent à l'embryon, tandis que les 2 cellules supérieures formeront plus tard le suspenseur.

L'âge d'un sac embryonnaire, contenant cet embryon et un albumen de 32 noyaux environ, est difficile à fixer. Chez les *Phyllocactus*, la moyenne des observations que j'ai pu faire donne une durée de deux jours depuis le début du phénomène de développement de l'albumen et de l'embryon, jusqu'à l'acquisition de l'état fixé plus haut.

Des variations à ce développement sont fréquentes ; c'est ainsi que l'on peut rencontrer un proembryon de 6 cellules et un albumen ne comptant qu'une dizaine de noyaux ; c'est là un retard à la formation de l'albumen, retard dû à l'époque tardive de la fécondation, comme je l'ai dit précédemment.

Remarquons que l'amidon qui entourait la figure de

première division de l'œuf a disparu très vite; l'embryon de 4 cellules n'en contient plus.

Quatre à cinq semaines après la pollinisation (chez les *Phyllocactus*), c'est-à-dire deux à trois semaines après la fécondation, l'embryon contient de 80 à 100 cellules; son suspenseur en a beaucoup moins; l'albumen commence à s'organiser en tissu; il ne contient plus d'amidon.

De l'amidon du tube pollinique. — La présence de l'amidon dans l'appareil reproducteur femelle étant bien connue, il était nécessaire de rechercher si le tube pollinique en contenait aussi. A ce propos, M. Guignard (1) dit : « Le tube pollinique est ordinairement rempli de granulations amylacées très fines, qu'on met en évidence par le chloroiodure de zinc dans les préparations durcies avec l'alcool absolu. On les retrouve mélangées au protoplasma et à la substance nucléaire qui ont traversé la membrane; de sorte que, pour suivre le tube et en étudier la forme et les rapports avec l'appareil sexuel femelle, il suffit parfois d'avoir recours à la réaction de l'amidon. On a vu précédemment que le funicule ovulaire et les poils dont il est recouvert sur sa face concave en sont abondamment pourvus. Même après la fécondation et les premiers cloisonnements de l'œuf, la substance amylacée semble affluer par le tube pollinique, qui jouerait ainsi un double rôle. Cette particularité n'est pas sans rappeler ce qui se passe chez certaines Orchidées, où le suspenseur embryonnaire est formé de longues cellules qui sortent de l'ovule et remontent le long du funicule pour aller chercher jusque dans le placenta des matières nutritives utilisées par l'embryon. » — « On peut trouver aussi des grains d'amidon dans les synergides, lorsque la fécondation va se faire ou qu'elle a eu lieu. Dans les *Cereus*, elles en reçoivent aussi du tube pollinique, mais seulement après la pénétration directe de la substance fécondante dans l'oosphère, et au moment où elles deviennent diffluentes. »

(1) M. Guignard, *Ovules et fécondation des Cactées*, p. 279.

Les observations que j'ai pu faire ne m'ont pas permis de retrouver tous ces phénomènes; j'exposerai brièvement les résultats auxquels ces observations m'ont conduit :

Le tube pollinique, observé dans le tissu conducteur du style, contient des granulations amylacées très fines. Ces grains peu nombreux sont placés près du noyau, et quelques autres sont dans le protoplasme, plus loin du noyau; leur grosseur est toujours inférieure à 1/2 μ. Quand le tube pollinique s'ouvre un passage dans l'endostome, il est fort difficile d'observer quelques grains d'amidon à côté du noyau du tube pollinique. Au moment de la fécondation, et après elle, le tube pollinique ne contient plus qu'une traînée de granules plasmiques, sans amidon (pl. II, fig. 11).

Je n'ai jamais observé le passage de l'amidon du tube pollinique dans l'oosphère, et il suffit d'examiner la figure 11 (pl. II) pour voir que la vacuole de l'oosphère ne contient pas de matière amylacée.

Pour ce qui est des synergides, je n'ai jamais vu leur amidon provenir du tube pollinique ; il n'y a pas communication directe entre ces deux cellules, et la vacuole de l'oosphère, qui sert de passage au contenu du tube pollinique, est toujours bien limitée le long des synergides.

Par suite, je considère la quantité d'amidon du tube pollinique comme tout à fait négligeable vis-à-vis de la quantité d'amidon que contient le sac embryonnaire.

De plus, je ne considère pas le tube pollinique comme un intermédiaire entre le funicule et l'embryon; j'ai toujours observé dans ce tube des granulations plasmiques sans amidon formant une traînée très irrégulière. Le développement du tégument séminal ne tarde pas à se faire et toute communication de l'ovule avec le funicule dans la région micropylaire cesse.

Le proembryon se nourrit donc uniquement de l'amidon du sac embryonnaire.

Rôle de l'amidon dans le sac embryonnaire des Cactées.

Pendant le développement de l'ovule, la cellule mère du sac embryonnaire s'agrandit, mais son noyau reste indivis, et son protoplasme ne contient pas d'amidon. — Quand l'ovule a acquis sa forme définitive, la cellule du sac entre en activité; elle divise son noyau et à ce moment, de petits grains d'amidon apparaissent dans le protoplasme qui entoure ces noyaux. L'apparition de l'amidon coïncide donc avec l'entrée en activité du sac embryonnaire.

Les grains amylacés augmentent en nombre et en grosseur pendant les bipartitions successives donnant les 8 noyaux du sac embryonnaire; ces grains atteignent un diamètre de 2 μ. Ils se répartissent *uniformément* autour de chaque noyau; à ce moment, ces noyaux ont, au moins dans chaque tétrade, une *valeur égale*.

Dès que les noyaux, entourés de protoplasme et d'amidon, se portent à leurs places respectives, la répartition de l'amidon autour de chacun d'eux devient très inégale.

L'amidon de l'antipode inférieure disparaît peu à peu, tandis que celle-ci se loge dans la partie inférieure agrandie du sac embryonnaire, puis s'efface.

Les mêmes phénomènes s'observent pour les deux antipodes supérieures, qui disparaissent à leur tour.

La quantité de matière amylacée contenue dans les antipodes est donc maximum quand celles-ci se détachent de la tétrade inférieure; ce maximum se conserve pendant les premières phases de leur évolution, puis la quantité d'amidon diminue et s'annule.

Les synergides, d'abord globuleuses et placées au sommet, arrondi, du sac embryonnaire, se creusent d'une vacuole et deviennent pyriformes ; leur allongement est contemporain de l'extension en avant du sac embryonnaire, dont le sommet devient acuminé. L'amidon, uniformément réparti, au début, dans la cellule synergide, devient de plus en plus abondant et se loge surtout autour du noyau et dans

la pointe de la synergide. La quantité maximum de matière amylacée peut s'observer avant que le sac embryonnaire n'ait acquis les caractères qui le font reconnaître apte à être fécondé. Ce maximum se conserve peu de temps.

Il n'en est plus de même pour l'oosphère et les noyaux polaires. La quantité d'amidon que contient l'oosphère augmente progressivement jusqu'à la fécondation, souvent même jusqu'à la première bipartition du noyau de l'embryon; puis il y a disparition très rapide de cette matière amylacée et le proembryon de quatre cellules n'en contient plus.

Les deux noyaux polaires sont entourés d'une quantité d'amidon qui grandit jusqu'à l'époque de la maturation du sac embryonnaire; les grains amylacés ont environ 2 μ de diamètre; puis ces grains grossissent jusqu'à acquérir un diamètre de 6 μ, même de 10 μ à l'époque de la fécondation. Ils sont groupés autour des noyaux polaires voisins, puis ils se séparent en groupes accompagnant les premiers noyaux de l'albumen et disparaissent quand l'albumen a une trentaine de noyaux environ.

Remarquons, en outre, que les grains d'amidon entourent la première figure karyokinétique relative à l'embryon, ainsi que les figures de division des premiers noyaux de l'albumen.

De tous ces faits, il est permis de conclure au rôle de l'amidon :

L'amidon joue, dans le sac embryonnaire des Cactées, un rôle de nutrition capital. — Il est présent dans tous les cas où les cellules du sac sont actives et il accompagne les noyaux pendant les phénomènes les plus importants de leur évolution.

L'étude de sa répartition et de sa quantité permet de se faire une idée du rôle des cellules du sac embryonnaire (1).

(1) M. Guignard, page 279, dit : « La présence de l'amidon dans le tube pollinique et dans le mélange de protoplasme et de substance nucléaire qui a traversé son extrémité permet d'entrevoir le rôle encore discutable des synergide dans l'acte de la fécondation. M. Strasburger ne l'envisage

Rôle des cellules du sac embryonnaire. — Les faits qui précèdent permettent d'énoncer la proposition suivante :

L'état des réserves (amidon) dans une cellule susceptible d'en contenir est en rapport direct avec l'activité de cette cellule. — L'application de cette proposition aux divers éléments du sac embryonnaire, pour lequel elle a été établie, nous donne les conclusions suivantes :

Rôle des antipodes. — Les cellules antipodes, placées à la périphérie de la partie inférieure du sac, servent à son agrandissement ; elles digèrent et résorbent la partie du nucelle dont elles sont voisines ; ce rôle est d'abord joué par l'antipode inférieure, puis par les deux antipodes supérieures.

Comme conséquence de l'activité de ces trois cellules, il faut noter : 1° l'extension de la partie inférieure du sac dont le contour, d'abord elliptique, se creuse de plus en plus ; 2° la digestion de la partie voisine du nucelle, ce qui prépare la matière nutritive nécessaire à l'accumulation des grains amylacés dans la région du sac placée immédiatement au-dessus des antipodes (1).

Je considère par suite les cellules *antipodes* comme des *cellules de nutrition* servant à procurer la matière nutritive aux autres cellules du sac embryonnaire avant la fécondation, et à creuser la cavité où se logeront plus tard l'albumen et l'embryon.

Rôle des synergides. — Les deux synergides sont, dès le début de leur différenciation, portées à la périphérie de la

plus aujourd'hui de la même façon que dans ses premières recherches : les synergides seraient surtout des nourrices de l'œuf. » — « D'ailleurs, on ne pourrait affirmer que, d'une façon générale, elles ne concourent jamais à la fécondation ; étant donnée leur situation par rapport à l'oosphère, il serait étonnant qu'elles ne servissent jamais d'intermédiaire entre le tube pollinique et la cellule femelle. En tout cas, la grosseur du tube pollinique à son extrémité, dans le micropyle et au voisinage de l'appareil sexuel, et la présence à son intérieur de nombreux grains d'amidon, permettent de saisir, chez les *Cereus*, mieux peut-être que partout ailleurs, ses rapports avec la cellule femelle et les synergides dans l'acte de la fécondation. »

(1) Accumulation bien visible sur la figure 5 et sur la figure 7 de la planche I.

partie supérieure du sac embryonnaire. Elles se gorgent d'amidon et par leur élongation étendent le sac en avant; elles diminuent ainsi la distance qui sépare le sac embryonnaire du sommet du nucelle.

Je ne considère pas les synergides comme des cellules nourrices de l'oosphère, à cause de la position un peu inférieure de l'oosphère, et surtout à cause de la proximité des deux noyaux polaires dont l'oosphère se rapproche de plus en plus comme je l'ai montré dans les cas où il n'y a pas fécondation.

Au moment de l'entrée du tube pollinique dans le micropyle, le noyau de l'une des synergides se porte à sa rencontre, celui de l'autre synergide s'abaisse au voisinage de l'oosphère, et reste là jusqu'à la première bipartition du noyau de l'œuf. Puis ces deux noyaux des synergides s'effacent. Pour ces raisons, je considère les *synergides* comme des *cellules de nutrition pour le noyau du tube pollinique, aussi pour l'œuf, au moment de sa formation.*

Dans aucun cas, je n'ai trouvé trace du passage du contenu du tube pollinique dans les synergides. Ce contenu passe entièrement dans la grande vacuole de l'oosphère.

Rôle des noyaux polaires. — Au début de leur formation ces deux noyaux se portent à la paroi du sac embryonnaire et celle-ci présente en leur voisinage une saillie qui s'accentue assez vite; c'est là un accroissement local du sac embryonnaire qui montre le rôle commençant des noyaux polaires; puis ces deux noyaux marchent l'un vers l'autre et l'agrandissement du sac se fait régulièrement sur tout son pourtour. L'ensemble constitué par le protoplasme du sac, les deux noyaux polaires voisins, forme une cellule, avec sa grande vacuole centrale et ses réserves amylacées disposées principalement à sa partie inférieure, et autour des noyaux.

Cette cellule grandit, se gorge de matériaux nutritifs; elle occupe au moment de la fécondation la cavité déjà creusée dans le nucelle par les antipodes; elle occupe, après

la fécondation, une place plus grande dans laquelle s'édifiera l'albumen.

De plus, du voisinage de l'oosphère et des noyaux polaires entourés d'amidon, on peut conclure, pour ces *noyaux polaires*, à un *rôle de nutrition de l'oosphère*, ce rôle est nettement prouvé par la position que vient occuper l'oosphère près des noyaux polaires, quand il n'y a pas de fécondation.

Tels sont les faits que la présence de l'amidon nous permet d'établir ; ces faits, joints à ceux que nous connaissons, délimitent ainsi le rôle des diverses cellules du sac embryonnaires des Cactées.

Résumé du rôle des cellules du sac embryonnaire. — Six cellules servent à l'agrandissement du sac embryonnaire :

1° Les trois antipodes, à sa partie inférieure, avant la fécondation ;

2° Les deux synergides, à sa partie supérieure, avant la fécondation ;

3° La « cellule-sac » (1), avant et après la fécondation.

Les rôles spéciaux des cellules du sac embryonnaire paraissent être :

1° Pour les synergides : de fournir la matière nutritive au contenu du tube pollinique dès que celui-ci arrive au contact du sac embryonnaire.

2° Pour les noyaux polaires : de nourrir l'oosphère, puis l'œuf. Enfin, de constituer l'albumen, nourriture de l'embryon et de la plantule.

3° Pour l'oosphère, de former, après fécondation, l'œuf, puis l'embryon. En dernière analyse, on voit que les cellules du sac embryonnaire, l'oosphère étant exceptée, sont des cellules végétatives préparant l'arrivée du tube pollinique (synergides), nourrissant les cellules reproductrices (synergides, noyaux polaires), et préparant la cavité où se formera l'embryon (antipodes, noyaux polaires).

(1) Je comprends, sous cette dénomination, les deux noyaux polaires, le protoplasme du sac, avec son amidon et sa grande vacuole.

Je montrerai, dans la suite de ce travail, que ces conclusions ne sont pas applicables aux seules Cactées.

Résumé et conclusions :

1° Le sac embryonnaire des Cactées se forme quand l'ovule est développé ; il en est la dernière création.

2° La cellule axile sous-épidermique du nucelle donne directement le sac embryonnaire.

3° L'amidon apparaît dans le sac embryonnaire dès la première bipartition de son noyau.

4° Un sac embryonnaire apte à être fécondé est susceptible d'une définition assez précise en raison de la permanence des rapports des éléments qui le constituent. La caractéristique du sac embryonnaire de l'ovule d'une plante doit être recherchée au moment où ce sac atteint sa maturité.

5° Le sac embryonnaire de l'ovule des Cactées est construit sur un type uniforme.

6° L'amidon joue dans le sac embryonnaire des Cactées un rôle de nutrition capital. Il permet de définir les rôles des cellules du sac embryonnaire : Agrandissement du sac (antipodes, synergides, noyaux polaires) ; nutrition du tube pollinique (synergides), de l'oosphère et de l'embryon (noyaux polaires); formation de l'albumen (noyaux polaires) et de l'embryon (oosphère).

7° La présence de l'amidon dans le sac embryonnaire des Cactées reconnaît comme causes : les causes de la carnosité de la plante et du grand développement du funicule ovulaire (variations du milieu ambiant) ; aussi, la difficulté de la fécondation.

Tous ces faits, joints à ceux que l'étude du funicule nous a montrés, donnent à l'ovule des Cactées une caractéristique spéciale : la multiplicité des moyens de défense contre les variations brusques des conditions extérieures.

L'OVULE DES MÉSEMBRIANTHÉMÉES.

L'ovule (1). — Le mamelon ovulaire, né sur le placenta, donne un funicule dont la longueur varie en raison de la grandeur de la cavité ovarienne dans la région où natt ce mamelon. Nous retrouvons là des faits analogues à ceux qui ont été étudiés chez les Cactées; mais, dans aucun cas, il n'y a ramification des funicules.

C'est ainsi que chez le *Mesemb. cordifolium*, les ovules sont portés par des funicules presque nuls, tandis que chez les *Mes. mutabile*, *M. Lehmanni*, la longueur moyenne du funicule égale environ douze fois celle de l'ovule.

Les téguments ovulaires naissent dans l'ordre suivant : le tégument interne, à l'époque où la cellule axile sous-épidermique commence sa différenciation; le tégument externe, un peu après; chacun d'eux est formé par une involution épidermique, et ne contient jamais plus de deux assises. Quand l'ovule est adulte, le tégument interne forme seul le micropyle qu'il limite par un bourrelet assez épais constitué uniquement par l'assise épidermique réfléchie dont les cellules se sont développées perpendiculairement à la surface dans les régions larges (voy. fig. 38, pl. III). Très souvent, on observe une cavité annulaire dans ce bourrelet; elle est due au décollement des deux épidermes. Le tégument externe, moins étendu, est aussi limité par un bourrelet, plus petit que celui du tégument interne.

Chez toutes les Mésembrianthémées, le mamelon ovulaire possède une tendance à se courber, mais de façon très inégale dans les diverses espèces, et la forme de l'ovule, consé-

(1) Les espèces suivantes ont été étudiées :
Mesembrianthemum acinaciforme (Linn.); *M. aureum* (Linn.); *M. blandum* (Haw.); *M. candens* (Haw.); *M. cæspitosum*; *M. cordifolium*; *M. cristallinum*; *M. curviflorum*; *M. deltoides* (Mill.); *M. deltoideum*; *M. densiflorum*; *M. echinatum* (Ait.); *M. Ecklonis* (Salm.); *M. edule*; *M. filicaule* (Haw.); *M. formosum* (Haw.); *M. fulgens*; *M. intonsum* (Haw.); *M. Lehmanni* (Ecklon); *M. pomeridianum* (Linn.); *M. roseum* (Willd.); *M. splendens* (Linn.); *M. mutabile*; *M. uncinatum* (Mill.).

quence de cette incurvation, est fort variable; ce qui nous donne la raison des divergences d'opinion des auteurs à ce sujet.

Payer (1) dit à propos des ovules des Ficoïdées : « Ovules *anatropes* portés sur des funicules très allongés. Leurs développements anatropiques se font horizontalement et de l'intérieur de la loge vers les cloisons; il en résulte que ces ovules sont dos à dos, et que leurs raphés sont contigus. »

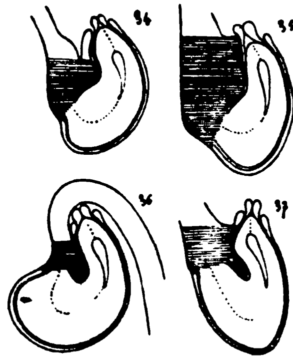


Fig. 34, 35, 36, 37. — Coupes des ovules de *Mesembrianthemum cordifolium* (34), *Mes. pomeridianum* (35), *Mes. fulgens* (36), *Mes. cristallinum* (37). (La région du raphé est couverte de hachures.)

Le Maout et Decaisne (2) indiquent seulement que ces ovules sont fixés par un hile ventral à de longs funicules. M. Van Tieghem (3) mentionne ces ovules comme campylotropes.

L'examen direct des ovules des Ficoïdes, et l'étude de coupes parfaitement axiles, montrent que l'on peut trouver les formes suivantes:

Chez le *Mes. cordifolium* (fig. 34) le funicule, presque rectiligne, s'insère sur le côté de l'ovule et forme un raphé très court; le nucelle est très légèrement arqué, il y a anatropie faible et campylotropie faible : l'ovule est un peu amphitrope. — Chez le *Mes. pomeridianum* (fig. 35), la courbure du nucelle est très faible ; mais le raphé est long et égale presque la hauteur de l'ovule; l'ovule est amphitrope, mais peut être confondu avec un ovule simplement anatrope si l'on ne recherche pas avec soin la place de la chalaze. — Chez le *Mes. fulgens* (fig. 36), la courbure du nucelle est très accentuée et rappelle la forme d'un U à branches iné-

(1) Payer, *Organogénie de la classe des Cactoïdées* (Ann. des Sc. nat. Bot., 3e série, XVIII, 1872, p. 234).
(2) Le Maout et Decaisne, *Traité de botanique*, 1876.
(3) M. Ph. Van Tieghem, *Traité de botanique*, t. II, p. 1409, 1884.

gales ; mais le raphé est très court ; l'ovule encore amphitrope peut être confondu avec un ovule campylotrope, si l'on ne remarque pas le raphé, court, il est vrai. — Chez le *Mes. cristallinum* (fig. 37), la courbure du nucelle est très accentuée ; l'ovule paraît plié en deux ; et, comme il y a en même temps un raphé dont la hauteur égale celle de l'ovule, ce raphé est pincé dans le pli de l'ovule. L'ovule est fortement amphitrope.

De sorte que l'ovule des Ficoïdes peut toujours être dit amphitrope; il l'est peu ou beaucoup, mais peut paraître anatrope si le nucelle est légèrement courbé, ou campylotrope si le raphé est très court.

Le funicule ovulaire est parcouru par un faisceau vasculaire situé dans le plan de symétrie et traversant le raphé en droite ligne, jusqu'à la chalaze. — Ce funicule contient de l'amidon. — Il est ordinairement rectiligne, et paraît s'insérer sur le côté de l'ovule, perpendiculairement à l'axe de cet ovule ; cette apparence est due à la courbure du nucelle qui porte la chalaze sur le côté de la masse générale que forme l'ovule.

Mais ce funicule peut être arqué : il forme seulement un coude chez le *Mes. mutabile;* il est courbé en une boucle, rappelant celle du funicule des ovules de *Phyllocactus*, chez *M. fulgens*.

L'ovule est toujours assez petit et ses dimensions varient de $0^{mill},3$ à $0^{mill},5$. Il contient, en avant du sac embryonnaire, un appareil micropylaire servant à conduire le tube pollinique jusqu'à ce sac. Cet appareil est formé de une à deux rangées de cellules placées dans l'axe du nucelle et fort allongées (fig. 38, pl. III). Il est très net chez le *M. pomeridianum* où ses cellules contiennent, au-dessus d'une longue vacuole, du protoplasme et un noyau voisin de la périphérie.

On trouve cet appareil micropylaire chez toutes les Mésembrianthémées, mais rarement aussi bien développé que dans l'exemple précédent ; il l'est très peu chez le *M. mutabile*.

Le sac embryonnaire. — Le développement de la cellule sous-épidermique du nucelle en sac embryonnaire a été étudié par M. Guignard (1): « Les petites ovules des *Mes. Ecklonis*, *M. bulbosum*, se prêtent assez facilement à l'observation. La cellule axile sous-épidermique ne s'est pas encore divisée au moment où le tégument interne atteint le sommet du nucelle. Sa première division transversale est accompagnée de divisions tangentielles dans les cellules sous-épidermiques adjacentes, divisions qui ne tardent pas à former autour de la cellule mère un tissu assez épais. » — « La calotte se compose de 3 cellules; la cellule mère offre, vers le tiers inférieur, une cloison réfringente séparant 2 cellules inégales. On voit parfois une seconde division se faire dans les cellules filles supérieures; mais il peut arriver que celle-ci se développe rapidement en refoulant la cellule fille sous-jacente, qui disparaît sans diviser son noyau. Souvent aussi, c'est cette dernière qui se partage avant la formation du sac embryonnaire. On peut donc rencontrer des variations dans la marche du développement; ce qui frappe ici, dans tous les cas, c'est la rapidité avec laquelle la cellule du sac s'agrandit. »

Arrivé à son complet développement, le sac embryonnaire contient 7 cellules disposées comme dans le sac embryonnaire de l'ovule des Cactées, avec les différences suivantes (voy. fig. 40, pl. III) : Les deux noyaux polaires, placés au centre du sac, sont entourés de très nombreux grains d'amidon qui garnissent complètement la cavité du sac embryonnaire, réduisant ainsi la vacuole centrale à un petit espace. Les grains amylacés, d'un diamètre de 3 à 5 μ, sont serrés les uns contre les autres. — Ces deux noyaux polaires se fusionnent quand il y a fécondation; et aussi quand le sac embryonnaire, ne recevant pas de tube pollinique, vit aux dépens de ses réserves, et a déjà épuisé la presque totalité de l'amidon qu'il contenait.

(1) M. Guignard, *Sac embryonnaire*, *loc. cit.*, p. 159.

J'ai observé une fécondation dans un sac embryonnaire où l'amidon avait presque complètement disparu et où il n'y avait que l'oosphère et le noyau secondaire. Dans des cas analogues, j'ai remarqué que la formation de l'albumen était très lente et le proembryon avait déjà 2 noyaux tandis que le noyau secondaire du sac était encore indivis. Ces observations, rapprochées de celles que j'ai relatées chez les Cactées, mettent bien en lumière le rôle de l'amidon de réserve du sac embryonnaire.

Les synergides sont allongées, et leur sommet est assez pointu, ce qui rappelle la forme des synergides des Cactées. L'orientation des synergides et de l'oosphère est la même que chez les Cactées. Ces 3 cellules contiennent des grains d'amidon assez nombreux. — Les 3 antipodes, d'abord entourées d'amidon et placées à la même hauteur, se séparent bientôt; l'une s'abaisse et entre assez vite en régression, tandis que le sac embryonnaire s'accroît au-dessous d'elle. Les 2 antipodes supérieures conservent quelquefois le même niveau, et elles disparaissent après l'antipode inférieure. On peut aussi observer les descentes successives des 3 antipodes dans la partie inférieure, acuminée, du sac embryonnaire. Chez le *Mes. pomeridianum* où cela a lieu assez fréquemment, on voit l'antipode inférieure flétrie, surmontée des 2 antipodes supérieures, encore assez nettes, surtout celle qui occupe la position la plus élevée, et autour d'elle, on remarque quelques grains d'amidon (fig. 39, pl. III).

Résumé. — Je ne puis mieux résumer ce qui est relatif à l'ovule des Mésembrianthémées qu'en indiquant la ressemblance frappante que l'on trouve entre cet ovule et celui des Cactées, étudié plus haut. Cette ressemblance porte sur les points suivants :

Importance du funicule, qui s'enroule plus ou moins autour de l'ovule, et contient de l'amidon.

Amphitropie de l'ovule.

Même aspect des téguments dont l'interne seul définit le micropyle.

Présence, dans le sac embryonnaire, de très nombreux grains d'amidon qui permettent d'assigner un même rôle aux cellules du sac.

Même orientation des cellules du sac, mêmes positions pour les antipodes, et même allongement des synergides.

Les différences principales sont :

La présence d'une calotte de 3 cellules. — La fusion des 2 noyaux polaires qui peut avoir lieu sans que le tube pollinique arrive à l'ovule.

Ce court exposé montre que les ovules des Cactées et ceux des Mésembrianthémées ont les mêmes caractères.

L'OVULE DES CRASSULACÉES.

G. *Sedum* (Tourn.) L.

Dans tous les *Sedum* (1) étudiés, l'ovule se présente avec les mêmes caractères, et il suffira de mentionner pour chaque particularité l'espèce où cette particularité est la plus nette pour que le type de l'ovule des *Sedum* soit bien connu.

L'ovule, fort petit (il a environ $0^{mill},8$ de longueur sur $0^{mill},2$ de largeur) est inséré sur le placenta par un funicule court. Il est anatrope, à deux téguments, comme on peut le voir chez un ovule jeune (fig. 41). Chez quelques *Sedum*, le nucelle est droit et le micropyle libre (fig. 42), chez d'autres, le nucelle est légèrement courbé et le micropyle est appliqué contre le funicule (*Sedum album*) (fig. 43). Les téguments, difficiles à étudier sur l'ovule mûr à cause de leur fusion dans la région micropylaire et de leurs modifications dans les autres parties, sont formés (fig. 45, pl. III) : d'une primine de deux ou trois (*Sedum Cepæa*) assises, la plus externe, constituée par des cellules à parois épaisses surtout à la surface.

(1) Les espèces suivantes ont été étudiées : *Sedum album*, *S. Cepæa*, *S. oppositifolium*, *S. populifolium*, *S. rubescens*, *S. Selskianum*, *S. spectabile*, *S. spurium*, *S. tabarium*, *S. Turkestanicum*, *S. villosum*, *S. (Aichryson) tortuosum*, *S. (Aichryson) dichotomum*.

L'exostome est très étroit. — La primine conserve ses assises jusqu'à la fécondation et probablement au delà (1). — La secondine, de deux à quatre assises, est formée de cellules à parois minces ; l'endostome est très étroit. De bonne heure, la partie de la secondine, qui n'est pas voisine du micropyle, entre en régression.

Le nucelle est inséré par une chalaze étroite formée de cellules à parois fort nettes (2) et à noyaux volumineux, ce qui contraste avec les cellules voisines. Le nucelle est très allongé. Son épiderme se différencie hâtivement (3) de la façon suivante (fig. 45 et 46, pl. III) : A la partie supérieure, il est formé de cellules, à noyaux nets et volumineux, à parois très épaisses, colorées en jaune et quelquefois en brun (*Sedum spurium*, *Sedum oppositifolium*). Cet épiderme forme une sorte de capuchon au sac embryonnaire, dans sa moitié supérieure seulement; il peut contenir de nombreux grains d'amidon (*Sed. album*, *Sed. Cepæa*, *Sed. Selskianum*). La transition entre cet épiderme nucellaire différencié en assise de protection et la partie inférieure du même épiderme est brusque. Plus bas, les cellules épidermiques sont très agrandies et régressent vite, ne laissant subsister que leur face externe sous forme d'une ligne épaisse (4), très réfringente et sinueuse, tandis

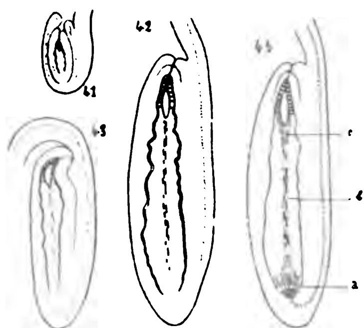


Fig. 41, 42, 43. — Coupes longitudinales des ovules de *Sedum oppositifolium* (41), *Sed. spurium* (42), *Sed. album* (43) (G. = 50). Fig. 44. — Schéma de l'ovule du *Sedum spurium*.

(1) Ce fait n'a pas pu être vérifié. J'ai examiné plus de 300 ovules de *Sedum* à tous les états de développement et je n'ai trouvé aucun ovule fécondé.

(2) Parois colorées en brun et épaissies, chez *Sedum rubescens*.

(3) Cette différenciation débute dans le mamelon ovulaire, alors que la cellule mère sous-épidermique est à peine plus volumineuse que les cellules voisines.

(4) Cette paroi a 3-4 μ d'épaisseur chez *Sedum Cepæa*.

que la face interne présente le même aspect, mais beaucoup moins nettement, et seulement au voisinage du sac embryonnaire ; souvent ces deux faces sont accolées. Ces deux lignes permettent de délimiter très facilement le nucelle.

Le nucelle est constitué : dans la région axile, par des cellules allongées, fusiformes ou aciculaires ; leur noyau ovoïde peut être allongé dans le sens de l'axe du nucelle. — Cette transformation d'éléments ordinaires en éléments linéaires se voit dans tous les *Sedum*, tandis que l'allongement du noyau, à peine indiqué dans *Sed. album*, est très grand dans *Sed. spurium* (fig. 46, pl. III), *Sed. oppositifolium* où certains noyaux ont une longueur égale à 15-20 fois leur largeur ; dans ces *Sedum*, les cellules ainsi modifiées forment, depuis la chalaze jusqu'au sac embryonnaire, une zone ressemblant en tous points à une zone de formation de vaisseaux ; l'aspect est celui d'un protophloème.

Les parties latérales du nucelle entrent vite en régression ; le protoplasme des cellules disparaît presque totalement, les noyaux s'effacent aussi et les parois se résorbent. Le nucelle limité par sa ligne réfringente ne contient plus guère que les éléments axiles. Dans ces conditions la nutrition du sac embryonnaire doit être assurée par ces éléments axiles, allongés, conducteurs.

Cette différenciation des cellules nucellaires axiles est assez importante pour la compréhension des phénomènes de nutrition du sac embryonnaire ; mais elle me paraît être le résultat d'une fonction et je ne vois pas là un argument en faveur de la théorie gemmaire de l'ovule (1).

A cause de l'allongement du sac embryonnaire, et de l'enveloppe protectrice que l'épiderme forme à ce sac, les matériaux nutritifs traversent les cellules du nucelle, particulièrement celles qui sont placées sur la ligne axiale allant de la chalaze au sac embryonnaire ; d'où une différenciation de ces cellules en éléments conducteurs. Si l'o-

(1) Voir p. 42 et p. 45.

vule (nucelle) était un bourgeon, la formation de ce tissu conducteur débuterait dans la région chalazienne pour se continuer vers le sac; et ce tissu ferait suite au cordon vasculaire du funicule. J'ai montré, au contraire, que la chalaze contenait des cellules polyédriques nettes, paraissant actives, et que le tissu vasculaire de l'ovule allait de cette région au sac embryonnaire. Jamais je n'ai observé dans le nucelle d'éléments vasculaires continuant ceux du funicule (1).

Le sac embryonnaire naît de la cellule sous-épidermique du nucelle, qui est souvent dans cette région la seule de la rangée axile.

A côté, mais un peu au-dessous d'elle, se trouvent d'autres cellules qui sont rapidement comprimées par le développement de la cellule mère. La cellule mère donne directement le sac embryonnaire.

L'amidon apparaît dans le sac embryonnaire avant la division du noyau en deux noyaux filles. Il augmente bientôt en quantité (fig. 45, pl. III).

Le sac embryonnaire qui a d'abord une forme ovoïde devient fusiforme; il présente à la partie inférieure un petit cul-de-sac où sont logées les antipodes. La calotte épidermique, à parois épaisses, qui le recouvre, s'est soulevée

(1) On peut résumer ainsi la constitution du « système conducteur » du nucelle (fig. 44) :

1° Région chalazienne : *a*, cellules actives recevant les matières nutritives du funicule et les répartissant dans le nucelle;

2° Région nucellaire axile : *b*, cellules très allongées, à noyaux filiformes; ce sont des éléments conducteurs. Ils forment un faisceau étroit;

3° Région sous-sacculaire : *c*, cellules fusiformes à noyaux ovoïdes conduisant les matériaux nutritifs au sac embryonnaire.

Les particularités que je viens de décrire dans les *Sedum* se trouvent fort nettes dans *Sedum spurium* et *Sedum oppositifolium*. Ces modifications : assise nucellaire épidermique épaissie en avant du sac embryonnaire — système conducteur du nucelle axile — nucelle latéral très réduit — semblent être corrélatives. L'examen comparatif d'un grand nombre de ces ovules m'a montré que ces modifications s'exagéraient en même temps. Je vois là des phénomènes dépendant d'une même cause.

Le sac embryonnaire ne se nourrit plus en puisant l'aliment dans tous les tissus qui l'entourent, il reçoit l'aliment par son cul-de-sac inférieur seulement.

et présente un fin canal qui continue le micropyle (1).

Le sac embryonnaire renferme : deux synergides insérées à la même hauteur et contenant quelques grains d'amidon; une oosphère insérée plus bas et contenant de même un peu d'amidon. Les deux noyaux polaires sont fusionnés en un noyau secondaire du sac, entouré de très nombreux grains d'amidon dont le diamètre est d'environ 1 μ. Les trois antipodes ont perdu l'amidon qu'elles contenaient au début de leur formation; elles restent assez longtemps visibles.

Chez les *Sedum* (*Aichryson*) *tortuosum* et *Sed.* (*Aichrys.*) *dichotomum*, on retrouve les mêmes faits que chez les *Sedum* où l'épiderme nucellaire et le tissu conducteur de l'axe du nucelle sont peu indiqués. L'épiderme extérieur du tégument externe est légèrement villeux.

En résumé, l'ovule des *Sedum* tire sa caractéristique : 1° du capuchon que l'épiderme du nucelle forme au sac embryonnaire en avant; 2° de la régression du nucelle, et de l'organisation suivant son axe d'un tissu à cellules allongées formant un système conducteur de la chalaze au sac embryonnaire.

De plus, les cellules du sac embryonnaire contiennent de l'amidon dont la disposition est celle déjà étudiée pour les Cactées et les Mésembrianthémées.

G. *Crassula* L.

L'ovule des *Crassula* (2) est plus petit que celui des *Sedum*, il a une longueur moyenne de $0^{mm},2$, pouvant varier de $0^{mm},15$ (*Crassula lucida*) à $0^{mm},25$ (*Crassula rubiconda*). Il est faiblement anatrope, à deux téguments, couché parallèlement à son funicule qui a même longueur que lui;

(1) Ce canal est difficile à observer à cause de sa grande finesse; il ne peut être vu que sur une coupe parfaitement axile.

Du reste la présence, sur la partie antérieure du sac embryonnaire, d'une calotte épidermique à parois épaisses rend l'observation difficile; la cavité que cette calotte délimite et qui contient le sac embryonnaire est très petite, elle a 10-12 μ de largeur environ.

(2) Les espèces suivantes ont été étudiées : *Crassula Cooperi*, *C. gracilis*, *C. lucida*, *C. rubiconda*, *C. sarcolipes*, *C. spathula*.

par cette disposition, le micropyle est porté contre la paroi ovarienne.

Les ovules sont pressés les uns contre les autres et par suite sont le plus souvent assez déformés. Les téguments sont minces et formés de deux, quelquefois de trois assises cellulaires ; ils ne sont pas vasculaires, ils concourent tous deux à la formation du micropyle (fig. 47). L'épiderme externe du tégument externe, pressé contre l'assise de même nature de l'ovule voisin, présente des sinuosités souvent très grandes.



Fig. 47. — Coupe longitudinale de l'ovule de *Crassula sarcolipes* (G. = 400).

Le nucelle, très réduit, comprend un épiderme dont la partie supérieure est formée de cellules à parois un peu épaissies, et dont la partie inférieure est limitée par une ligne réfringente rappelant la même disposition observée chez les *Sedum*.

La partie du nucelle située au-dessous du sac embryonnaire est formée de cellules un peu allongées parallèlement à l'axe du nucelle.

Le sac embryonnaire renferme deux synergides insérées à la même hauteur, une oosphère placée un peu plus bas ; ces trois cellules contiennent de petits grains d'amidon ; un noyau central provenant de la fusion des deux noyaux polaires, et entouré d'amidon ; trois antipodes logées dans la partie inférieure du sac embryonnaire et assez longtemps visibles. Ces antipodes contenaient de l'amidon au début de leur différenciation.

En résumé, l'ovule des *Crassula* est petit et ses différentes parties ont subi de faibles modifications qui se sont faites sur le plan des modifications observées chez les *Sedum*.

Il y a un capuchon dû à l'épiderme du nucelle, en avant du sac embryonnaire ; ce capuchon présente suivant son axe un fin canal qui continue le micropyle (fig. 47).

On remarque aussi l'allongement des cellules du nucelle allant de la chalaze au sac embryonnaire.

G. *Echeveria* (1).

L'ovule des *Echeveria* rappelle beaucoup l'ovule des *Sedum*. On y remarque la même anatropie, les mêmes formes et dimensions, le même allongement, les mêmes différenciations.

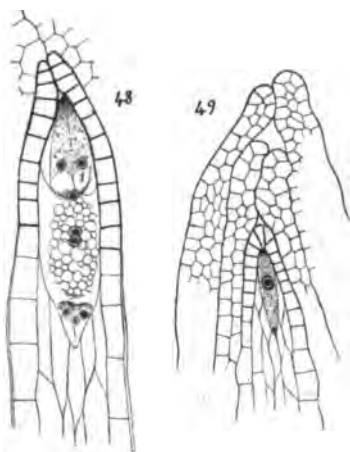


Fig. 48, 49. — Coupes longitudinales des ovules de *Echeveria gibbiflora* (48), *Sempervivum barbulatum* (49) (G. = 400).

La figure 48 montre la transformation de l'épiderme nucellaire en avant du sac embryonnaire, la ligne réfringente qui limite le nucelle dans sa région moyenne et dans sa région inférieure, l'allongement des cellules placées au-dessous du sac embryonnaire. La figure est en tous points comparable à celle que donnerait un *Sedum* de type moyen.

Remarquons, en outre, le grand allongement du sac embryonnaire. Ce sac contient deux synergides très allongées (fig. 48), une oosphère, deux noyaux polaires et trois antipodes assez longtemps visibles. Ces cellules contiennent de l'amidon. Le centre du sac embryonnaire en contient une grande quantité. — L'allongement des synergides est corrélatif d'un relèvement de l'épiderme nucellaire à parois épaissies, ce qui constitue une sorte de canal, à lumière fort étroite, continuant le fin

(1) Les espèces suivantes ont été étudiées : *Echeveria secunda* (var. *glauca*), *E. gibbiflora* (var. *metallica*), *E. imbricata*, *E. lobosa*.

canal micropylaire. Le tube pollinique devra ouvrir ces canaux avant d'arriver au sac embryonnaire.

Sous-genre. *Pachyphyton.*

Chez le *Pachyphyton bracteosum*, l'allongement des synergides est encore plus grand que chez l'*Echeveria gibbiflora*: les synergides ont une longueur égale à six ou sept fois leur largeur. Tous les autres caractères du sac embryonnaire et de l'ovule sont ceux que j'ai mentionnés dans le genre *Echeveria.*

G. *Sempervivum* (1).

L'ovule des *Sempervivum* rappelle aussi celui des *Sedum*, mais les téguments restent toujours assez distincts.

Chez le *Sempervivum calcareum*, la différenciation du nucelle, dans son épiderme ou dans sa partie axile, est peu nette. Le sac embryonnaire contient une grande quantité d'amidon.

Chez le *Semp. hirtum*, l'épiderme du nucelle est épaissi en avant du sac embryonnaire ; les cellules qui unissent la chalaze au sac embryonnaire sont allongées.

Chez le *Semp. barbulatum*, ces caractères sont encore plus nets.

La figure 49 montre que l'épiderme du nucelle garnit complètement le sac embryonnaire en avant, au moment où celui-ci va diviser son noyau. Plus tard, cet épiderme sera relevé par le développement des synergides et on aura l'aspect que donne la figure 48.

Résumé. — L'ovule des Crassulacées est allongé ; il est anatrope à deux téguments. Son nucelle est très réduit, soit à cause de la petitesse de l'ovule (*Crassula*), soit à cause de sa faible largeur (*Echeveria*, *Sempervivum*), soit à cause de la régression de ses éléments (*Sedum*).

(1) Les espèces suivantes ont été étudiées : *Sempervivum Pilosella*, *S. hirtum*, *S. calcareum*, *S. Neilreichii*, *S. Dœllianum*, *S. barbulatum*, *S.* (*Aconium*) *tabuliforme*.

L'épiderme du nucelle forme au sac embryonnaire une sorte de capuchon protecteur, à parois épaisses; ce capuchon présente un fin canal continuant le canal micropylaire. Les cellules axiles du nucelle sont plus ou moins allongées et forment, de la chalaze au sac embryonnaire, une zone conductrice.

Le sac embryonnaire, allongé, contient huit noyaux et une grande quantité d'amidon. Les synergides ont un allongement en rapport avec l'allongement en avant du sac embryonnaire et avec le relèvement du capuchon épidermique nucellaire.

De ces faits, je conclus : 1° que le sac embryonnaire des Crassulacées est protégé, mais isolé dans la région micropylaire, et qu'il ne reçoit la matière nutritive que par sa partie inférieure. Cela est une conséquence de la grande longueur de l'ovule par rapport à sa largeur ; 2° que les synergides ont pour but d'agrandir le sac embryonnaire en avant et de relever le capuchon formé par l'épiderme du nucelle de façon à faciliter l'accès du tube pollinique jusqu'au sac embryonnaire.

AUTRES PLANTES GRASSES.

Tandis que les familles précédemment étudiées : Cactées, Mésembrianthémées, Crassulacées, ne contiennent que des plantes charnues, il est d'autres familles qui renferment, à côté de végétaux non succulents, quelques représentants regardés par les botanistes comme des plantes grasses.

L'étude précédente m'a conduit à examiner ces types charnus, comparativement aux types non charnus des mêmes familles. Les résultats de cette étude n'ont pas la même netteté et la même importance que ceux de l'étude précédente; cela tient principalement à la difficulté de la recherche des matériaux et de leur observation.

J'exposerai ces résultats très brièvement, m'attachant sur-

tout à rechercher la présence de l'amidon dans le sac embryonnaire de l'ovule des plantes étudiées.

ASCLÉPIADÉES (Asclépiadées grasses).

G. *Stapelia* L. (1).

Un peu avant la formation des huit noyaux du sac embryonnaire, ce sac est allongé, rectiligne et d'égale largeur dans toute son étendue. De l'amidon y est disposé assez régulièrement en deux masses qui accompagnent les deux tétrades. La tétrade supérieure se différencie la première ; les synergides sont des cellules pyriformes, leur noyau est situé au tiers de leur longueur à partir du sommet, leur base est occupée par une large vacuole, les synergides contiennent alors un peu d'amidon, mais cet amidon se résorbe vite.

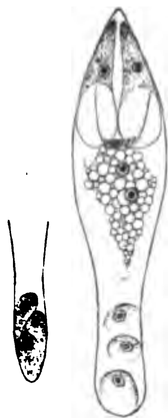


Fig. 50. — Sac embryonnaire de *Stapelia planiflora* (G. = 400).

L'oosphère, placée presque au niveau de la base des synergides, est formée d'une grande vacuole supérieure et d'un noyau entouré de protoplasme et d'un peu d'amidon. — Le sac embryonnaire, élargi vers son tiers moyen, contient dans cette partie les deux noyaux polaires, en cheminement l'un vers l'autre, et entourés d'une grande quantité d'amidon dont les grains ont environ 3 μ de diamètre. L'appareil antipode est formé de trois cellules à noyaux très nets (fig. 50) et contenant de l'amidon. Peu à peu, les antipodes, placées dans une partie peu large du sac embryonnaire, se séparent, tandis que le sac s'allonge et s'élargit à son extrémité (fig. 50). Les deux antipodes supérieures se disposent l'une au-dessus de l'autre, leur noyau s'efface, leur contour perd sa netteté, leur amidon disparaît. Il en est de même pour

(1) Les espèces suivantes ont été étudiées : *Stapelia* (*Apteranthes*) *planiflora* (Jacq.), *S. Munbyana*.

l'antipode inférieure. — Pendant ce temps, les deux synergides se sont un peu effacées en se disposant sur les côtés du sac embryonnaire.

Dans quelques préparations, j'ai observé la disparition contemporaine des trois antipodes, ou même la persistance de l'antipode inférieure ; dans ce cas, le sac embryonnaire était plus agrandi à sa partie inférieure qu'il ne l'est sur la figure 50. Cela concorde avec ce que j'ai dit plus haut du rôle des antipodes.

G. *Hoya* R. Br.

Les ovules de *Hoya carnosa* présentent, quant à leur sac embryonnaire, les mêmes dispositions que ceux des *Stapelia*.

G. *Ceropegia* L.

Les *Ceropegia* sont des plantes souvent charnues : *C. stapeliæformis*, *C. dichotoma;* quelquefois à peine charnues : *C. elegans*.

Le sac embryonnaire de l'ovule de *C. elegans* contient de l'amidon et sa disposition rappelle celle que j'ai décrite dans les *Stapelia*.

ASCLÉPIADÉES NON GRASSES.

G. *Asclepias* (Tourn.) L.

Le sac embryonnaire de l'ovule de l'*Asclepias curassavica* contient des grains d'amidon disposés principalement autour des deux noyaux polaires.

EUPHORBIACÉES (Euphorbiacées grasses).

G. *Euphorbia* L. (1).

L'ovule des Euphorbiacées tire sa particularité la plus intéressante de la présence d'un « opercule » qui vient, par l'ou-

(1) Les espèces suivantes ont été étudiées : *Euphorbia Caput-Medusæ* (L.), *E. erosa*, *E. globosa* (Sims.), *E. glomerata*, *E. mamillaris* (L.), *E. meloniformis* (Aiton), *E. viperina*, *E. splendens*.

verture micropylaire, s'appliquer directement sur le nucelle. J'ai suivi le développement de cet ovule et de son opercule.

L'ovule est anatrope. Ses deux téguments naissent en même temps, et le tégument externe se développant plus vite que le tégument interne, l'ovule prend l'aspect représenté dans la figure 51. A ce moment, un bourrelet placentaire développé au-dessus de l'ovule s'applique sur le nucelle; ce bourrelet est villeux à sa périphérie. Il limite ainsi le développement des deux téguments ovulaires (fig. 52) et conserve ses rapports avec le nucelle. A l'époque de la maturité de l'ovule, l'opercule est presque entièrement recouvert de longs poils provenant de la transformation de ses cellules épidermiques. Ces poils contiennent une grande quantité d'amidon. Ils forment un tissu conducteur nourricier pour les tubes polliniques, et rappellent les poils que j'ai décrits sur la face concave de la boucle du funicule de certaines Cactées.

Fig. 51. — Ovule d'*Euphorbia Caput-Medusæ*.
Fig. 52. — Ovule d'*Euphorbia globosa* (G. = 50).

Le sac embryonnaire de l'ovule contient de l'amidon, au moment où la cellule du sac divise son noyau par une première bipartition. Cet amidon augmente rapidement en quantité et le sac embryonnaire, au stade 2, en est souvent presque complètement rempli. Quand le sac est complètement développé, l'amidon y affecte la disposition que j'ai décrite pour les autres plantes grasses.

J'ai pu observer, chez l'*Euphorbia glomerata*, les mêmes phénomènes de régression que ceux décrits (p. 77-78) chez les *Phyllocactus*. La figure 13 de la planche II représente les deux noyaux polaires accolés, au moment où l'amidon a presque entièrement disparu dans le sac embryonnaire; les deux nucléoles sont nettement distincts; chacun d'eux est vacuolaire.

EUPHORBIACÉES NON GRASSES.

G. *Euphorbia* L.

L'ovule de l'*Euphorbia Peplus* a la même forme, les mêmes caractères que ceux des Euphorbes grasses. Il possède un opercule. Son sac embryonnaire contient de l'amidon.

PORTULACÉES. TÉTRAGONIÉES. AIZOACÉES (1).

Le sac embryonnaire des ovules de ces plantes contient de l'amidon disposé principalement dans la région moyenne du sac. Sa disposition rappelle celle des plantes étudiées plus haut.

LILIACÉES (Liliacées grasses).

G. *Aloe* (2) Tourn.

L'ovule des Aloès présente à sa base un arillode, sorte de bourrelet que présente le funicule au-dessous du hile, et imitant un troisième tégument très peu développé. Le développement de l'arillode est du reste très variable ; cet arillode, presque nul chez l'*Aloe alternata* et l'*Aloe spiralis*, est bien développé chez l'*Aloe pentagona* et chez les *Gasteria*.

La forme de l'ovule est elle-même assez variable : l'ovule étant orthotrope à la base des loges, semi-anatrope vers leur milieu et anatrope à leur sommet. Les ovules anatropes sont les plus nombreux. Ces modifications de forme, que l'on observe dans presque toutes les fleurs, rappellent celles que j'ai décrites chez les Mésembrianthémées.

Le sac embryonnaire de l'ovule est globuleux (fig. 53, pl. III)

(1) L'époque tardive à laquelle j'ai recueilli les fleurs des plantes de ces familles ne m'a pas permis de faire l'étude attentive des ovules. J'ai examiné les espèces suivantes : *Portulaca oleracea*, *P. grandiflora*; *Calandrinia grandiflora*, *C. umbellata*; *Talinum patens*; *Tetragonia expansa*; *Aizoon canariense*.

(2) Les espèces suivantes ont été étudiées : *Aloe vulgaris*, *A. pentagona*, *A. umbellata*, *A.* (*Haworthia*) *alternata*, *A.* (*Apicra*) *spiralis*, *A.* (*Gasteria*) *scaberrima*.

et présente à sa partie inférieure un petit cul-de-sac où sont logées les trois antipodes. A sa maturité il touche l'épiderme du nucelle dont les cellules ont des parois épaissies. Ce sac embryonnaire contient deux synergides largement insérées sous l'épiderme nucellaire, une oosphère placée un peu plus bas, un noyau secondaire placé au milieu du sac, et trois antipodes.

La réaction de l'iode permet toujours de reconnaître la présence de l'amidon dans le sac embryonnaire ; la quantité d'amidon est très variable (1) avec les ovules étudiés ; les grains d'amidon se trouvent surtout dans la région moyenne du sac, autour du noyau secondaire.

G. *Tritoma.*

L'ovule du *Tritoma uvaria* présente les mêmes caractères que ceux des Aloès.

LILIACÉES NON GRASSES.

G. *Ornithogalum.* G. *Scilla.* G. *Hemerocallis.* G. *Lilium.*

Les ovules de ces plantes ne contiennent pas d'amidon dans leur sac embryonnaire.

AMARYLLIDÉES (Amaryllidées grasses).

G. *Agave.*

Les ovules de l'*Agave* rappellent, par leur sac embryonnaire, les ovules des Liliacées : ce sac embryonnaire contient de l'amidon.

AMARYLLIDÉES NON GRASSES.

G. *Narcissus.*

Le sac embryonnaire des ovules des *Narcissus* ne contient pas d'amidon.

(1) Je n'ai pas pu me rendre compte des causes de cette grande variation de la quantité d'amidon que contient le sac embryonnaire.

PLANTES NON GRASSES.

L'examen des ovules des Asclépiadées et des Euphorbiacées non grasses a montré que les plantes grasses ne contiennent pas, seules, de l'amidon dans leur sac embryonnaire. Il importait donc de rechercher quelles sont les plantes qui possèdent ce caractère. Une étude de ce genre nécessite l'examen d'un très grand nombre d'ovules appartenant aux principaux groupes de végétaux. Ne pouvant pas faire cet examen, j'ai choisi les végétaux qui, après observation préliminaire, m'ont paru offrir quelque particularité au point de vue spécial auquel je me suis placé dans ce travail.

TROPÆOLÉES.

L'ovule du *Tropæolum majus* (1) est anatrope, à deux téguments (fig. 54).

Pendant la formation des huit noyaux du sac embryonnaire, celui-ci contient de l'amidon disposé surtout dans sa portion moyenne, assez élargie. Une seule assise du nucelle sépare ce sac du tégument interne (fig. 55). Cette assise contient quelques petits grains d'amidon.

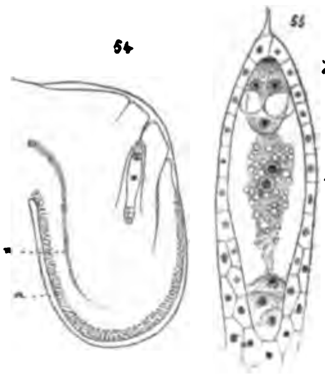


Fig. 54, 55. — *Tropæolum majus*: fig. 54, coupe longitudinale de l'ovule : *n*, nervure ; *a*, région amylifère (G. = 50) ; fig. 55, sac embryonnaire avant la maturité (G. = 300).

Au moment où les trois lobes du stigmate s'épanouissent, le sac embryonnaire est complètement développé. Ce sac touche le tégument interne. — L'ovule contient de l'amidon disposé dans les trois ou quatre assises les plus externes du tégument externe et du raphé. (Voir la figure demi-schématique 54.)

(1) Le Dr Herm. Schacht (cité p. 46) signale des granules d'amidon flottant dans le liquide que contient le sac embryonnaire.

Les cellules antipodes, à noyaux peu distincts, occupent une partie effilée du sac embryonnaire. Les deux noyaux polaires présentent chacun un très gros nucléole et sont entourés de grains d'amidon de 3 μ de diamètre environ. L'oosphère et les synergides n'en contiennent pas. — Les noyaux polaires se fusionnent un peu au-dessous de l'oosphère. Le noyau secondaire du sac reste quelque temps entouré d'amidon.

L'ovule du *Tropæolum minus* présente les mêmes caractères; son sac embryonnaire contient moins d'amidon que celui du *Tropæolum majus*.

CAMPANULACÉES.

Campanula rotundifolia.

Les caractères de l'ovule de *Campanula rotundifolia* sont ceux que M. Guignard (1) a décrits pour l'ovule de *Campanula rhomboidalis*. L'ovule est anatrope, à un tégument, et ce tégument contient de l'amidon, surtout dans sa région micropylaire (fig. demi-schématique 57). Le nucelle, formé d'une rangée de cellules entourée d'une assise épidermique (fig. 56), se réduit bientôt par disparition de son épiderme dans sa partie supérieure et sur ses côtés; quelques cellules du nucelle placées sous le sac embryonnaire persistent seules. L'épiderme interne de l'unique tégument se différencie en une assise de revêtement à cellules allongées perpendiculairement à la paroi du sac (fig. 56 et 57).

Comme dans l'ovule de *Campanula rhomboidalis* étudié par M. Guignard, la grande cellule mère donne quatre cellules filles dont les trois supérieures sont refoulées par le développement du sac embryonnaire (fig. 56).

Le protoplasme de la cellule mère du sac embryonnaire ne contient pas d'amidon. Après la deuxième bipartition du noyau de cette cellule, quelques petits grains d'amidon appa-

(1) M. Guignard, *Sac embryonnaire*, p. 179.

raissent dans le sac embryonnaire et, après la formation des huit noyaux, on peut observer des grains d'amidon autour des noyaux polaires, dans la région moyenne du sac embryonnaire. Ces grains ont un diamètre inférieur à un μ (fig. 58).

Quand le sac embryonnaire est développé, les antipodes ont disparu et il n'y a pas d'amidon dans cette région inférieure.

Les noyaux polaires se fusionnent vers le tiers antérieur du sac. Les deux synergides, en voie de disparition, laissent l'oosphère à leur partie inférieure.

Au moment de la fécondation le tube pollinique, très étroit, pénètre jusqu'au sac embryonnaire. Le noyau mâle, entouré de protoplasme, chemine vers l'oosphère, dont la forme rappelle à ce moment celle d'une larme batavique. Les deux noyaux polaires fusionnés sont en voie de division.

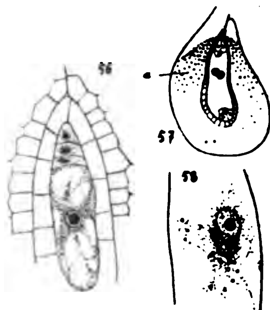


Fig. 56, 57, 58. — *Campanula rotundifolia* : fig. 56, développement du sac embryonnaire (G. = 400) ; fig. 57, coupe de l'ovule: *a*, région amylifère ; fig. 58, région moyenne du sac embryonnaire un peu avant sa maturité (G. = 400).

Remarquons que chez la *Campanula rotundifolia* l'amidon du sac embryonnaire est en très petite quantité, et ne paraît avoir qu'une très faible importance. Par contre, il y a de l'amidon autour du sac embryonnaire (fig. 57).

PAPAVÉRACÉES.

Chelidonium majus.

L'ovule du *Chelidonium majus* est petit, anatrope ; il tourne son micropyle vers la paroi carpellaire qui présente, en face de chaque ovule, un faisceau de poils. Chacun de ces poils est le prolongement d'une cellule de l'épiderme interne du carpelle ; ces poils contiennent peu ou pas d'amidon,

mais la paroi carpellaire en contient dans les deux ou trois assises placées sous l'épiderme interne.


Fig. 59. – Ovule de *Chelidonium majus*, coupe longitudinale : *a*, région amylifère (G.=100).

Quand le sac embryonnaire est complètement développé, le nucelle est formé de trois ou quatre assises, l'assise épidermique seule ne contient pas de grains amylacés (voir fig. 59).

Le sac embryonnaire ne contient pas d'amidon, au moins avant la fécondation.

LYTHRACÉES.

Cuphea Jorullensis.

Le développement du sac embryonnaire de l'ovule a été étudié par M. Guignard (1). Pendant son développement, le sac embryonnaire est profondément enfoncé dans les tissus du nucelle : les cellules qui le recouvrent se gorgent d'amidon (fig. 60) et leur ensemble constitue une sorte de capuchon coiffant la région micropylaire du sac. L'ovule ne contient pas d'amidon dans ses téguments. Un peu avant la fécondation, le sac embryonnaire se rapproche de l'épiderme du nucelle ; la région amylifère diminue en étendue, mais persiste jusqu'à la fécondation (fig. 61). Le sac embryonnaire ne contient pas d'amidon.



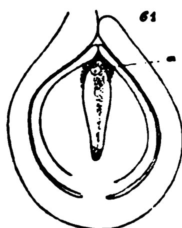


Fig. 60, 61. — Ovule de *Cuphea Jorullensis* (G.= 50) ; fig. 60, début du développement du sac embryonnaire ; fig. 61, fin de ce développement : *a*, région amylifère.

LABIÉES.

Salvia splendens.

Le développement du sac embryonnaire de *Salvia splendens* est en tous points conforme à celui que M. Guignard a décrit (2) pour le sac embryonnaire de *Salvia pratensis* : « Quand les cellules sexuelles ont pris naissance, elles offrent la disposition sui-

(1) M. Guignard, *Sac embryonnaire*, p. 157.
(2) M. Guignard, *Sac embryonnaire*, p. 171.

vante : les synergides ont leur membrane commune exactement sur la ligne médiane du sac embryonnaire ; l'oosphère s'insère latéralement à gauche, au-dessous d'elles ; le centre du sac est occupé fréquemment par un grand nombre de grains amylacés. » J'ai observé ces grains d'amidon dans la partie centrale du sac embryonnaire de *Salvia splendens*, autour des noyaux polaires. Leur nombre et leur grosseur sont beaucoup moindres que dans le sac embryonnaire des plantes grasses. De plus, j'ai observé des grains d'amidon dans les cellules du nucelle placées entre la partie inférieure du sac embryonnaire et la chalaze ; ces grains, assez petits, étaient au nombre de quatre à six dans chaque cellule.

ÉRICACÉES.

Erica transparens.

L'ovule de l'*Erica transparens* est petit, unitégumenté. Au moment de la maturité de l'ovule, le sac embryonnaire s'applique directement contre la paroi interne du tégument. L'épiderme interne de ce tégument est formé de cellules à parois épaissies, rappelant par leur aspect les cellules de même place dans l'ovule des Composées. Cet épiderme contient de l'amidon dans la partie qui recouvre les deux tiers antérieurs du sac embryonnaire. Le sac embryonnaire ne contient pas d'amidon.

AUTRES FAMILLES.

J'ai examiné les ovules d'un assez grand nombre de plantes; mais comme il est nécessaire d'étudier pour chacune de ces plantes les différents états de l'ovule pour certifier qu'il n'y a pas d'amidon dans le sac embryonnaire, je me contenterai de citer les végétaux où cette constatation a pu être faite rigoureusement. Il n'y a pas d'amidon dans le sac embryonnaire des ovules des plantes suivantes :

Composées : *Sonchus oleraceus*, *Helianthus argophyllus*.

Primulacées : *Primula officinalis.*
Légumineuses : *Cassia falcata.*
Malvacées : *Sida carpinifolia.*
Fumariacées : *Fumaria officinalis.*
Crucifères : *Sinapis alba.*
Caryophyllées : *Silene inflata.*
Morées : *Ficus carica.*
Orchidées : *Cymbidium aloifolium.*
Iridées : *Iris pseudacorus.*
Graminées : *Hordeum bulbosum.*

Résumé.— L'ensemble des faits qui viennent d'être exposés permet de classer ainsi les végétaux étudiés, au point de vue de la présence ou de l'absence de réserves amylacées dans le sac embryonnaire des ovules :

Dans un premier groupe, comprenant les plantes dont le sac embryonnaire contient de l'amidon, nous trouvons : Les *plantes grasses :* Cactées, Mésembrianthémées, Crassulacées, Asclépiadées grasses, Euphorbiacées grasses, Portulacées, Tétragoniées, Aizoacées, Liliacées grasses, Amaryllidées grasses.

Puis quelques *plantes non grasses : Asclepias curassavica, Euphorbia peplus, Tropæolum majus* et *T. minus, Campanula rotundifolia, Salvia splendens.*

Dans un deuxième groupe, comprenant les plantes dont le sac embryonnaire ne contient jamais d'amidon, nous ne trouvons *aucune plante grasse*, et l'étude précédemment exposée permet de placer dans ce groupe :

Les Liliacées non grasses, les Amaryllidées non grasses, les Papavéracées, Lythracées, Éricacées, ainsi que les genres choisis dans les familles citées plus haut : Composées, Primulacées, Légumineuses, Malvacées, Fumariacées, Crucifères, Caryophyllées, Morées, Orchidées, Iridées, Graminées.

A. — En résumé, on voit que les ovules de toutes les plantes grasses contiennent de l'amidon dans leur sac embryonnaire, tandis que les ovules des plantes non grasses ne

présentent généralement pas ce caractère. De plus, la répartition de l'amidon dans le sac embryonnaire des ovules des quelques plantes non grasses qui présentent ce caractère n'est pas aussi importante que dans les plantes grasses; il n'y a pas d'amidon dans les synergides, dans l'oosphère.

L'observation montre donc :

1° Qu'il y a une relation entre la présence de l'amidon dans le sac embryonnaire de l'ovule d'une plante et la carnosité de cette plante; carnosité qui est elle-même en rapport avec les conditions de vie de la plante.

2° Que cette relation n'est pas d'une netteté parfaite, puisque des plantes non grasses présentent l'un des caractères reconnu général chez les plantes grasses. Des facteurs, autres que ceux qui déterminent la carnosité, sont suffisants pour faire naître de l'amidon dans le sac embryonnaire des ovules. L'un de ces facteurs me paraît être la lenteur des phénomènes précédant la fécondation, due soit à la difficulté de la pollinisation, soit à la grande dimension du style que le tube pollinique doit parcourir. Pendant la durée de ces phénomènes, le sac embryonnaire se nourrit aux dépens des réserves amylacées qu'il a constituées. Mes observations ne sont pas assez nombreuses et surtout assez étendues pour que l'importance de ce facteur de l'accumulation des réserves du sac embryonnaire soit nettement prouvée.

B. — Un autre fait découle de l'étude de la répartition de l'amidon du nucelle aux divers états du sac embryonnaire; répartition étudiée dans les pages 113 et suivantes.

Principalement dans les cas où le sac embryonnaire de l'ovule ne contient pas d'amidon, ce sac embryonnaire est entouré par une région du nucelle gorgée d'amidon, et le développement du sac embryonnaire est corrélatif de la destruction graduelle de cette zone amylifère. Tout se passe comme si le développement du sac embryonnaire déterminait un afflux de matière nutritive vers la région où ce sac est placé; la région amylacée est la preuve de ce phénomène.

Il est intéressant de rapprocher ces faits de ceux qui ont

été signalés par M. Treub chez le Gui et les *Loranthus* (1), et par M. Guignard, chez les Orchidées (2).

On trouve là les mêmes phénomènes de développement du sac embryonnaire dans une région amylifère qui constitue pour le sac un milieu nutritif des plus favorables.

(1) M. Treub, *Ann. des Sc. nat.*, 5e série, XII, 1869, et *Ann. des Sc. nat.*, 6e série, XIII, 1882, *Observations sur les Loranthacées*, d'où j'extrais les passages suivants, p. 256 : Développement du sac embryonnaire dans le *Loranthus sphærocarpus :* « Au moment où l'ovaire est devenu solide, les grandes cellules sont ordinairement encore indivises. Elles sont entourées d'une couche de cellules dépourvues d'amidon ; cette couche est enveloppée, de tous les côtés, de cellules remplies de grains d'amidon... Plus haut, dans l'ovaire, on découvre trois ou quatre faisceaux de cellules à amidon. Ces faisceaux, qui jouent un rôle plus tard, sont disposés autour de l'axe et forment la continuation directe des couches de cellules à amidon autour des « grandes cellules » (cellules mères des sacs embryonnaires) ; — p. 257 : « Les sacs embryonnaires subissent un allongement considérable. Ils commencent à s'allonger dans une direction ascendante, *en suivant exactement les axes des faisceaux à amidon* dont j'ai parlé plus haut... Il n'arrive qu'à titre d'exception qu'un des sacs s'égare en route et se trouve à côté du faisceau de cellules à amidon qui lui était destiné. »

(2) M. Guignard, *Sur la pollinisation et ses effets chez les Orchidées*. *Ann. des Sc. nat*, 6e série, IV, p. 202.

CONCLUSIONS.

Les conclusions de ce travail ont été indiquées dans les résumés qui terminent chaque chapitre, mais il est nécessaire de grouper les faits qui sont ainsi épars pour en connaître les conséquences.

Les plantes grasses présentent des caractères particuliers dans leur appareil végétatif, et il était utile d'étudier attentivement leur appareil reproducteur. Voici les résultats auxquels cette étude m'a conduit :

1° Chez les Cactées, les ovules sont disposés de façon à occuper le mieux possible la cavité ovarienne de la fleur. Ils sont insérés séparément, ou groupés en grappes simples ou composées; cette disposition est en rapport avec le nombre souvent très grand des ovules dans un même ovaire.

L'ovule des Cactées est amphitrope, c'est-à-dire à double courbure, il a deux téguments. — Le funicule a toujours une grande importance par rapport à l'ovule; il s'enroule autour de lui en une boucle ou en une enveloppe complète (arille de l'*Opuntia*); il présente des papilles ou poils épidermiques gorgés d'amidon, développés surtout en face du micropyle et convergeant vers lui. Le funicule gorgé d'amidon protège l'ovule et lui sert d'organe nourricier.

La forme de l'ovule, qui est plus ou moins arqué, plus ou moins enroulé dans son funicule, est une conséquence de l'accroissement inégal du mamelon ovulaire; ceci est en rapport avec le besoin de protection de l'ovule contre les trop grandes variations des conditions extérieures auxquelles sont soumises les plantes grasses. — Ces phénomènes ont

donc la même cause que le développement de la carnosité de l'appareil végétatif; ces faits sont des faits d'adaptation.

Le sac embryonnaire des Cactées se forme quand l'ovule est développé; il en est la dernière création. — La cellule axile sous-épidermique du nucelle donne directement le sac embryonnaire. Pendant les trois bipartitions du noyau du sac, de l'amidon apparaît dans le sac embryonnaire. Les grains d'amidon, sphériques, atteignent bientôt un diamètre de 2 μ, et se disposent uniformément autour de chacun des 8 noyaux du sac; ces noyaux, qui ont à ce moment une valeur égale, se rendent à leurs places respectives.

L'amidon de l'antipode inférieure disparaît et celle-ci se loge dans la partie inférieure du sac, puis s'efface; il en est de même des deux antipodes supérieures. Les synergides se creusent d'une vacuole et deviennent pyriformes; le sac s'agrandit en avant. L'amidon des synergides est en quantité maximum quand le sac est arrivé à maturité. L'amidon de l'oosphère augmente jusqu'à la fécondation, puis disparaît très rapidement après celle-ci. Les grains d'amidon qui entourent les noyaux polaires augmentent en nombre et en grosseur (jusqu'à 10 μ) jusqu'au moment où l'albumen se constitue.

De ces faits je conclus que l'amidon joue, dans le sac embryonnaire des Cactées, un rôle de nutrition capital. — L'étude de sa répartition permet de se faire une idée du rôle des cellules du sac embryonnaire : Les antipodes servent à l'extension de la partie inférieure du sac et à la préparation de la matière nutritive nécessaire à l'accumulation des grains d'amidon dans le sac embryonnaire; ce sont des cellules de nutrition. — Les synergides ne sont pas nourrices de l'oosphère; le noyau de l'une se porte à la rencontre du tube pollinique, le noyau de l'autre s'abaisse au voisinage de l'oosphère et reste là jusqu'à la première bipartition du noyau de l'œuf. — Les synergides sont des cellules de nutrition pour le noyau du tube pollinique et pour l'œuf au moment de sa formation.

Les deux noyaux polaires, d'abord à la périphérie du sac embryonnaire, servent à son agrandissement; puis, le voisinage de l'oosphère montre qu'ils ont un rôle de nutrition de l'oosphère.

De plus, la permanence des rapports des éléments qui constituent le sac embryonnaire au moment de sa maturité montre qu'il faut étudier et caractériser le sac à cette époque. — Le sac embryonnaire des Cactées est construit sur un type uniforme.

Tous ces faits donnent à l'ovule des Cactées une caractéristique spéciale : la multiplicité des moyens de défense contre les variations brusques des conditions extérieures.

2° L'ovule des Mésembrianthémées est amphitrope; il peut paraître anatrope si le nucelle est peu courbé ou campylotrope si le raphé est très court. Il possède deux téguments et un appareil micropylaire à cellules allongées. — Il présente des ressemblances frappantes avec l'ovule des Cactées :

Même importance du funicule plus ou moins enroulé; amphitropie de l'ovule; même aspect des téguments, dont l'interne seul définit le micropyle; présence dans le sac embryonnaire de nombreux grains d'amidon dont l'étude permet d'assigner un même rôle aux cellules du sac embryonnaire; même allongement des synergides. Les différences entre ces ovules sont : la présence d'une calotte de trois cellules dans l'ovule des Mésembrianthémées; la fusion des noyaux polaires, possible sans que le tube pollinique arrive à l'ovule.

3° L'ovule des Crassulacées est construit sur le type de l'ovule des *Sedum*. Celui-ci tire sa caractéristique : du capuchon que l'épiderme du nucelle forme au sac embryonnaire en avant, de la régression du nucelle et de l'organisation suivant son axe d'un système conducteur allant de la chalaze au sac embryonnaire. De plus, les cellules du sac embryonnaire contiennent des grains d'amidon dont la dis-

position est celle qui a été étudiée chez les Cactées et chez les Mésembrianthémées.

L'ovule des Crassulacées est allongé, anatrope, il a deux téguments. Son nucelle est très réduit, soit à cause de la petitesse de l'ovule (*Crassula*), soit à cause de sa faible largeur (*Echeveria*, *Sempervivum*), soit à cause de la régression de ses éléments (*Sedum*). Le sac embryonnaire des Crassulacées est protégé, mais isolé dans la région micropylaire; il ne reçoit la matière nutritive que par sa partie inférieure; cela est une conséquence de la grande longueur de l'ovule par rapport à sa largeur.

4° L'étude comparative des ovules des plantes grasses (Asclépiadées, Euphorbiacées, Portulacées, Liliacées et Amaryllidées) et des ovules des plantes non grasses montre que toutes les plantes grasses ont de l'amidon dans leur sac embryonnaire ; quelques plantes non grasses présentent le même caractère.

De ces faits je conclus qu'il y a une relation entre la présence de l'amidon dans le sac embryonnaire d'une plante et la carnosité de la plante. — Cette relation n'est pas d'une netteté parfaite, puisque des plantes non grasses présentent, à un faible degré, l'un des caractères reconnus généraux chez les plantes grasses.

Des causes autres que celles qui déterminent la carnosité de la plante sont suffisantes pour faire naître de l'amidon dans le sac embryonnaire d'une plante. — L'une de ces causes me paraît être la lenteur des phénomènes précédant la fécondation.

5° Principalement dans les cas où le sac embryonnaire ne contient pas d'amidon, ce sac est entouré par une région du nucelle amylifère; et le développement du sac embryonnaire est corrélatif de la destruction graduelle de cette zone amylifère qui constitue un milieu nutritif pour le sac embryonnaire.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

BIBLIOGRAPHIE SPÉCIALE.

Cactées :

1799-1825. De Candolle et Redouté, *Plantes grasses*, Paris.
1829. De Candolle, *Revue de la famille des Cactées*, Paris.
1834. Id., *Mémoire sur les Cactées*.
1838. Lemaire, *Cactearum aliquot novarum in horto Monvilleano description*, Paris.
1839. Id. *Cact. gen. nov. et spec. hort. Monvill.*, Paris.
1844. Salm-Dyck, *Cacteæ in horto Dyckensi cultæ*.
1847. Aug. Saint-Hilaire, *Leçons de botanique*, Paris.
1853. Labouret. *Monographie des Cactées*, Paris.
Adamson, *Familles des Plantes*, II, 243.
Payer, *Leçons familles naturelles* (143).
Id., *Organogénie de la fleur*, 361, t. LXXVIII.
Clos, *Mémoires Acad. des Sc. de Toulouse*, 4e série, t. V, p. 324.
Aubert, *Recherches physiologiques sur les plantes grasses*, Thèse de Paris, 1892.
D'Hubert, *C. R.*, t. CXXI, 8 juillet 1895.

Plantes autres que les Cactées :

Salm-Dyck, *Monographia generum Aloes et Mesembryanthemi*.
Lemaire, *Plantes grasses autres que les Cactées*, Paris.
Payer. *Organogénie des Cactoïdées*.

EXPLICATION DES FIGURES

PLANCHE I

Fig. 1 à 7. — *Phyllocactus*. Gross. 800.

Fig. 1. — Sac embryonnaire au moment de la séparation des deux noyaux filles issus de la bipartition du noyau mère du sac. Le protoplasme ne contient pas d'amidon.

Fig. 2. — Sac embryonnaire après formation de la vacuole centrale. Des grains d'amidon petits et peu nombreux sont visibles dans le protoplasme, surtout au voisinage des noyaux.

Fig. 3. — Sac embryonnaire après les trois bipartitions engendrant les huit noyaux des cellules du sac. Au centre une grande vacuole. Le plan de la figure est le plan de symétrie de l'ovule. En haut, la tétrade supérieure; en haut et à droite, les deux synergides occupant encore leur position dans le plan perpendiculaire au plan de symétrie; leur vacuole est déjà indiquée. Plus bas et derrière le plan de la figure, l'oosphère où la vacuole commence à se former. A la même hauteur et en avant, le noyau polaire supérieur est déjà placé le long de la paroi du sac embryonnaire légèrement déprimée en son voisinage. — Ces quatre cellules contiennent des grains d'amidon. — A la partie inférieure du sac, la tétrade inférieure : A droite, le noyau polaire inférieur placé près de la paroi légèrement déprimée du sac. Au bas, l'antipode inférieure, dont la descente est commencée, ainsi que la régression. Les deux autres noyaux sont ceux des antipodes supérieures. L'amidon qui entoure les trois noyaux supérieurs de cette tétrade a déjà presque entièrement disparu dans le voisinage de l'antipode inférieure.

Fig. 4. — Cellule oosphère pyriforme avec amidon et vacuole en formation.

Fig. 5. — Sac embryonnaire vu comme dans la figure 3. Les antipodes sont placées dans le plan de symétrie. L'oosphère est en arrière de ce

plan, à sa place définitive. Le noyau polaire supérieur est dans une partie élargie du sac embryonnaire. La régression des antipodes est déjà assez avancée. Le noyau polaire inférieur, placé dans une partie élargie du sac embryonnaire, commence à se diriger vers le noyau polaire supérieur. — Tandis que l'amidon des antipodes disparaît, les grains d'amidon s'accumulent dans les autres cellules du sac embryonnaire.

Fig. 6. — Partie supérieure du sac embryonnaire. Le plan de la figure est perpendiculaire au plan de symétrie de l'ovule. — A droite, les synergides avec vacuole inférieure. A gauche, l'oosphère dont la vacuole supérieure s'étend jusque vers le sommet des synergides.

Fig. 7. — Sac embryonnaire complètement développé. Les deux synergides sont dans le plan de symétrie; l'oosphère en arrière de ce plan, les deux noyaux polaires en avant. — La régression des antipodes est presque complète. — Le sac embryonnaire, très agrandi à sa partie inférieure, contient de nombreux grains d'amidon.

Fig. 7'. — Grains d'amidon du sac embryonnaire. Gross. 1200.

PLANCHE II

Fig. 8 et 9. — Régression du sac embryonnaire du *Phyllocactus*. Gross. 800.

Fig. 8. — Rétraction des synergides. Rapprochement de l'oosphère et des noyaux polaires non fusionnés. — L'amidon a presque entièrement disparu.

Fig. 9. — Régression plus avancée. Les noyaux polaires sont encore visibles. Il n'y a plus d'amidon.

Fig. 10 et 11. — *Rhipsalis gonocarpa*. Gross. 800.

Fig. 10. — État du sac embryonnaire au moment où le tube pollinique traverse le micropyle : Les noyaux polaires se fusionnent, puis se divisent pour donner l'albumen. Des grains d'amidon s'accumulent dans le sac embryonnaire.

Fig. 11. — Union des noyaux sexuels dans la partie inférieure de la cellule oosphère. — Les deux noyaux des synergides sont encore visibles au voisinage de l'oosphère, l'un à sa partie supérieure, l'autre à sa partie inférieure. — Deux noyaux de l'albumen en formation sont visibles dans la partie supérieure du sac embryonnaire ; ils sont entourés de nombreux grains d'amidon.

Fig. 12. — Un noyau de l'albumen en formation du *Phyllocactus* (l'albumen a seize noyaux). Gross. 800.

Fig. 13. — Les deux noyaux polaires accolés du sac embryonnaire de l'*Euphorbia glomerata*. Des grains d'amidon les entourent. Gross. 800.

PLANCHE III

Fig. 20. — Poils du funicule de l'ovule du *Cereus flagelliformis*. Gross. 800.

Fig. 32-33. — Fig. 32 : Sac embryonnaire du *Rhipsalis gonocarpa*. Gross. 800. — Fig. 33 : Région inférieure du même : *a*, pendant le cheminement des noyaux polaires ; *b*, après.

Fig. 38-39. — Fig. 38 : Région micropylaire de l'ovule du *Mesembrianthemum pomeridianum*. Gross. 200. — Fig. 39 : Région inférieure du sac embryonnaire du même ovule. Gross. 800.

Fig. 40. — Sac embryonnaire du *Mesembrianthemum mutabile*. Gross. 800.

Fig. 45. — Coupe longitudinale de l'ovule du *Sedum tabarium*. Gross. 800.

Fig. 46. — Coupe longitudinale de l'ovule du *Sedum spurium*. Gross. 800.

Fig. 53. — Ovule d'*Aloe vulgaris*. Gross. 100.

RECHERCHES

SUR

L'ABSORPTION ET LE REJET DE L'EAU PAR LES GRAINES

Par M. Henri COUPIN

Ce travail, commencé au Laboratoire de botanique de la Sorbonne, a été poursuivi simultanément à ce laboratoire et à celui de Physiologie générale du Muséum d'histoire naturelle de Paris. J'adresse à mes deux excellents maîtres, MM. Gaston Bonnier et Nestor Gréhant, le témoignage de toute ma gratitude pour l'hospitalité et les conseils qu'ils ont bien voulu me donner.

INTRODUCTION

Les différentes questions qui se posent relativement aux rapports de l'eau et des graines, soit au moment de la germination, soit au moment de la maturation de ces dernières, ont été abordées par un assez grand nombre de physiologistes, mais presque toujours, d'une manière accessoire, au cours d'un travail sur une autre question. Il résulte de cet état de choses que les notions acquises sur ce sujet sont décousues et très souvent contradictoires. Dans ce mémoire, nous avons repris l'étude d'un certain nombre de problèmes controversés et nous en avons abordé de nouveaux. Laissant de côté les points que nous avons reconnus exacts, nous

ne nous sommes appesanti que sur les questions nouvelles ou litigieuses.

Ce travail est divisé en trois parties :

Dans la première, nous étudions le gonflement proprement dit des graines et notamment le pouvoir absorbant.

Dans la seconde, nous traitons de l'accroissement de volume des graines comparé au volume de l'eau qui y pénètre.

La troisième a pour objet la sortie de l'eau au moment de la maturation des graines.

Ajoutons que, dans les deux premières parties, nous ne nous sommes occupé que des phénomènes *physiques* qui accompagnent le gonflement et non des phénomènes physiologiques et chimiques.

PREMIÈRE PARTIE

SUR L'ABSORPTION DE L'EAU ET DE LA VAPEUR D'EAU PAR LES GRAINES

CHAPITRE PREMIER

PHÉNOMÈNES MORPHOLOGIQUES DU GONFLEMENT.

Au début de ce travail, il est indispensable de fixer nettement les phénomènes morphologiques qui se passent pendant le gonflement; ces notions nous seront très utiles plus tard.

Comme chacun sait, le phénomène, commun à toutes les graines plongées dans l'eau, se manifeste par une augmentation de volume. Mais il y a deux cas à considérer. Une augmentation de volume pure et simple ne se manifeste que chez les graines à tégument dur ainsi que chez les caryopses et les akènes. Mais chez les graines à tégument mince, le phénomène est précédé par un autre, celui du *plissement*,

qui demande à être décrit avec soin. Prenons pour exemple le cas du Lupin blanc ; chez les autres graines, les choses se passent à peu près de même.

PLISSEMENT DE LA GRAINE DU LUPIN BLANC. — Dans les graines du Lupin blanc (fig. 1.[1]), le tégument est relativement mince, d'une consistance papyracée et n'adhère nullement aux cotylédons. Avec un scalpel ou seulement des pinces, on peut l'enlever sans blesser l'embryon. En coupant une

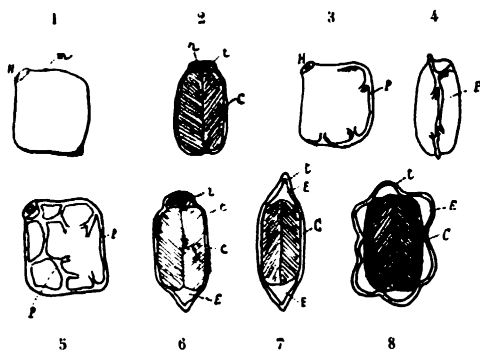


Fig. 1. — Plissement de la graine du Lupin blanc (schémas).

1. Graine sèche; *m*, micropyle; H, hile.
2. Coupe de la graine sèche. C, cotylédon ; *r*, radicule ; *t*, tégument.
3. Graine plongée dans l'eau depuis vingt minutes. P, plis.
4. La même vue par la tranche. P, plis.
5. Graine plongée dans l'eau depuis trois quarts d'heure.
6. Coupe d'une graine plongée dans l'eau depuis vingt minutes. *r*, radicule ; *t*, tégument; C, cotylédon ; E, espace aérifère.
7. Coupe d'une graine plongée dans l'eau depuis trois quarts d'heure. *t*, tégument ; E, espace aérifère ; C, cotylédon.
8. Coupe d'une graine au moment où le plissement est maximum. *t*, tégument; E, espace aérifère ; C, cotylédon (la partie foncée des cotylédons est humide).

graine en long (fig. 1.[2]), on voit que les cotylédons entre eux, ainsi que l'embryon et le tégument, sont étroitement appliqués l'un sur l'autre de manière à former une masse compacte qui ne laisse dans leurs interstices qu'un espace extrêmement faible, rempli de gaz, gaz dont il est impossible de se rendre compte à l'œil. Ce n'est qu'en ouvrant des graines sous l'eau qu'on le voit se dégager sous forme de bulles. Mais cette quantité est toujours très faible.

Plongée dans l'eau, la graine reste telle quelle environ pendant un quart d'heure. Tantôt plus tôt, tantôt plus tard, suivant les graines observées, on voit le tégument se plisser sur une longueur assez grande, sur des points variables, mais presque toujours le long du bord mince dont le plan passe par le milieu des cotylédons. Ce plissement ressemble tout à fait à celui d'une membrane élastique, étendue sur un objet dur et que l'on pincerait. Ce plissement s'étend rapidement en longueur, mais toujours le long du même bord. En même temps, par l'un de ses bords, le plissement rayonne vers le centre des faces aplaties (fig. 1.[3]). Le nombre de ces plissements latéraux est variable ; il augmente d'ailleurs rapidement ; à cet état, on dirait tout à fait un ballon de baudruche, à enveloppe mince, mais rigide et inégalement épaisse, ballon dans lequel on aurait produit une aspiration assez faible.

Tandis que le plissement du bord mince s'accentue de plus en plus, les plissements latéraux se rejoignent en couvrant la face correspondante (fig. 1.[5]) d'une mosaïque irrégulière. Mais toujours la crête de ces élevures est d'une netteté remarquable, tandis que leur base se continue insensiblement avec le reste du tégument. Enfin, le plissement marginal fait le tour complet de la graine en montrant des zigzags plus ou moins brisés.

A ce moment, c'est-à-dire une heure environ après l'immersion, le nombre des plissements n'augmente plus. Chacun d'eux se contente de devenir plus net, de plus en plus volumineux. Ensuite les collines s'étendent par leur base, comme si elles voulaient rejoindre leurs voisines. Les crêtes prennent alors un aspect arrondi et leur pente va insensiblement rejoindre la montée des collines voisines.

Les surfaces du tégument, comprises dans les mailles des plissements, sont d'abord très nettes, mais par suite de ces phénomènes, elles s'estompent de plus en plus et il devient impossible de dire où elles commencent et où elles finissent. Alors, tandis que les plis subsistent, le tégument devient

opalescent et laisse deviner l'embryon interne que l'on voit grossir lentement et qui refoule insensiblement les plissements jusqu'à les faire disparaître complètement. A ce moment le volume de la graine a à peu près doublé.

Or, si pendant que la graine est plissée, on la coupe dans n'importe quel sens, on voit d'une façon très nette, que les espaces compris en dessous des plissements sont remplis de gaz et non d'eau (fig. 1.[6] et [7]). A un stade plus avancé, quand les plissements se sont rejoints (fig. 1.[8]), le tégument forme une vaste cavité dans laquelle ballotte l'embryon, qui n'y touche que par un petit nombre de points; la

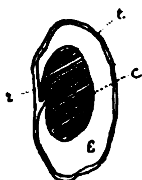


Fig. 2. — Graine de Lupin bleu, au moment du plissement maximum (coupe longitudinale). *t*, tégument ; C, cotylédons ; E, espace aérifère ; *r*, radicule.

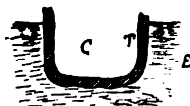


Fig. 3. — Schéma d'un tégument de Lupin plongé partiellement dans l'eau. T, tégument ; C, cavité ; E, eau.

quantité du gaz a manifestement augmenté. Le phénomène est encore plus net chez le Lupin bleu. Dans la graine plissée au maximum, le tégument ne touche plus à l'embryon que par la radicule (fig. 2).

Remarquons enfin que le plissement du tégument ne tient pas à la structure anatomique de ce dernier, mais à l' « architecture » de la graine. En effet, en faisant imbiber un tégument mince, séparé de l'embryon, il ne se plisse pas.

En ouvrant une graine plissée au moment où l'embryon commence à grossir, on voit que la face interne du tégument est devenue légèrement humide et collante au doigt, que les cotylédons se sont considérablement ramollis, et que toute leur moitié externe est devenue plus foncée par suite de l'imbibition de l'eau. Ce qui frappe le plus, c'est que malgré cette absorption de l'eau, les espaces sont rem-

plis de gaz : l'eau a passé directement par imbibition des points où le tégument touchait à l'embryon, à ce dernier. Il est d'ailleurs facile de démontrer que l'eau est incapable de se déverser d'elle-même dans les espaces du plissement. Pour cela prenons une graine sèche de Lupin et, par une entaille, faisons sortir l'embryon. Nous obtenons ainsi un petit vase creux (fig. 3) formé par le tégument. Plongeons-le dans l'eau de manière que l'ouverture reste à l'air : le tégument s'imbibe, mais l'eau ne pénètre pas dans la cavité. Pour obtenir ce résultat, il faut mettre dans la cavité une substance sèche extrêmement fine et tassée. Les choses marchent bien plus vite si, à cette substance inerte, on ajoute du glucose qui attire l'eau par osmose.

A mesure que l'embryon s'imbibe, il grossit, refoule le gaz des cavités et des plis. A la saturation, le tégument est tendu fortement.

Nous aurons plus tard à revenir sur les différents points de cette description. Elle nous montre cependant que l'*eau ne peut passer que par contact du tégument à l'embryon*. Elle nous fait aussi soupçonner la *raréfaction des gaz contenus entre les cotylédons et le tégument au début de l'imbibition*. Elle rend presque évidente la *production de gaz nouveaux quand le plissement devient considérable*. Ces notions deviendront plus claires par la suite du travail.

CHAPITRE II

DIMENSIONS DES GRAINES GONFLÉES.

L'augmentation de volume que présentent les graines en se gonflant porte-t-elle d'une façon égale sur toutes les dimensions? Autrement dit, se dilatent-elles comme le ferait un corps homogène soumis à l'action d'un liquide qui l'imbibe ? Pour le savoir, j'ai mesuré très exactement des graines, d'abord à l'état sec, puis saturées d'eau. Voici quelques-uns des chiffres obtenus :

a) La graine de Lupin blanc est sensiblement carrée avec des angles arrondis. L'un des côtés porte le micropyle. Appelons AB, la longueur de la graine comptée perpendiculairement à ce côté, et BC, la longueur de la graine comptée parallèlement à lui (les dimensions sont exprimées en centimètres) :

	Dimension à l'état sec.	Dimension à l'état humide.	Augmentation de la longueur.	Coefficient de dilatation.
Longueur AB.........	1,05	1,50	0,45	42,85 °/o
Longueur BC.........	1	1,45	0,45	45 °/o
Épaisseur.............	0,60	0,75	0,15	25 °/o

b) Graine de Fève des marais. Les dimensions sont exprimées en centimètres :

	Dimension à l'état sec.	Dimension à l'état humide.	Augmentation de la longueur.	Coefficient de dilatation.
Longueur maximum...	2,6	3,2	0,6	26,9 °/o
Largeur maximum....	1,95	2,45	0,50	25,6 °/o
Épaisseur près du hile.	0,8	1	0,2	25 °/o
Épaisseur loin du hile.	0,6	0,8	0,2	33,3 °/o

c) Graine de Fève des marais. Les dimensions sont exprimées en centimètres :

	Dimension à l'état sec.	Dimension à l'état humide.	Augmentation de la longueur.	Coefficient de dilatation.
Longueur maximum...	3,7	4,6	0,9	24,3
Largeur maximum.....	2,5	3,2	0,7	28
Épaisseur près du hile.	0,8	1	0,2	25
Épaisseur loin du hile.	0,7	0,8	0,1	14,29

Comme on le voit, le coefficient de dilatation, c'est-à-dire l'augmentation de la longueur rapportée à 100, est très différent avec la longueur considérée.

Mais sont-ce les plus grandes dimensions qui se dilatent le plus ou réciproquement? Il suffit de jeter un coup d'œil sur les tableaux précédents pour se rendre compte qu'il n'y a aucune règle à ce sujet. En effet, s'il en était ainsi, dans les tableaux précédents où les dimensions à l'état sec ont été disposées en décroissant, le coefficient de dilatation

devrait aller en croissant ou en décroissant. Or, il n'en est rien.

Il résulte de ces expériences que :

1° *Les graines plongées dans l'eau ne se dilatent pas également dans tous les sens.*

2° *Il n'y a pas proportionnalité entre la dimension à l'état sec et le coefficient de dilatation.*

CHAPITRE III

MARCHE DU PHÉNOMÈNE DE GONFLEMENT.

Au point de vue de l'accroissement de volume, comment s'opère le passage de l'état sec à l'état gonflé? Y a-t-il, à cet égard, des particularités dignes d'être signalées?

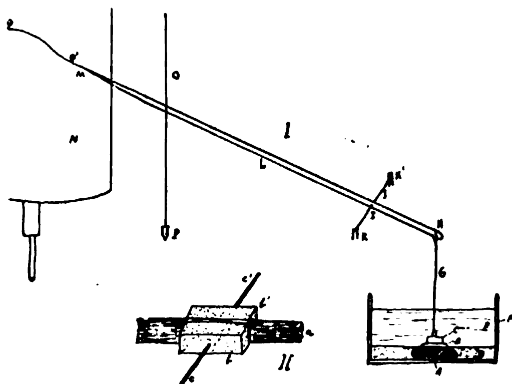


Fig. 4. — I. Appareil pour inscrire les changements de volume des graines qui se gonflent. A, graine ; B, cire ; C, poids ; D, sable ; E, eau ; F, vase ; G, fil ; H, point où le fil est réuni à la paille ; IJ, axe autour duquel pivote la paille ; K et K', supports ; L, paille ; M, pointe de la paille ; N, cylindre enregistreur ; OP, fil à plomb ; QQ', courbe tracée.
II. Détail de la région I. *a*, paille ; *bb'*, lièges ; *cc'*, axe.

Pour nous en rendre compte, nous avons construit un petit appareil très simple destiné à enregistrer et à amplifier la courbe du phénomène. Il se compose essentiellement (fig. 4, I) d'une tige légère, découpée dans une paille, ayant environ 20 centimètres de longueur et terminée en pointe effilée à

une extrémité. Au dixième de la longueur environ en partant de l'extrémité non effilée, on colle, à droite et à gauche, deux petits parallélipipèdes de liège destinés à en augmenter l'épaisseur (fig. 4, II). Perpendiculairement à cette masse, on introduit un axe métallique autour duquel la paille peut tourner sans frottement. A l'extrémité effilée, on fixe un fil fin, attaché d'autre part à un poids pesant un peu plus que le long bras de levier de la paille. La graine étant posée par une de ses faces au fond d'un petit cristallisoir, on attache, avec de la cire, sur l'autre face, le poids. On maintient la graine en place, en la plongeant dans une couche de sable fin, qui lui permet néanmoins de se dilater. L'appareil étant

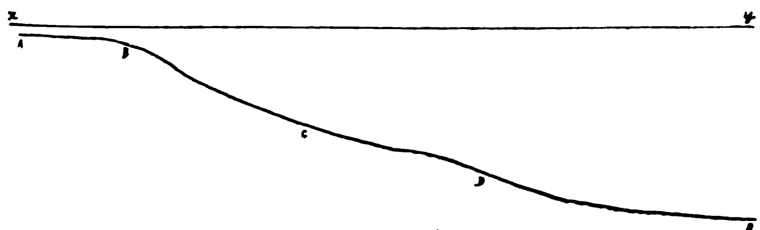


Fig. 5. — Tracé décrit par l'appareil de la figure 4 sous l'action d'une graine de Fève (réduit). *xy* est une horizontale équivalent à 115 heures. La courbe se lit de A en E.

ainsi disposé, on met de l'eau dans le cristallisoir et, à l'aide d'un fin fil à plomb, on appuie l'extrémité pointue de la paille sur un cylindre enregistreur, faisant un tour complet en une semaine. A mesure que la graine gonfle, le long bras de levier s'abaisse et trace une courbe sur le papier enfumé.

La courbe de la figure 5 représente le tracé effectué par une graine de Fève qui s'est gonflée pendant 115 heures dans l'eau ordinaire. Peu de temps après la fin de l'expérience, la graine s'est mise à germer. Le poids reposait sur une des faces de la graine. On voit que le gonflement ne s'est opéré d'une manière sensible qu'au bout d'environ 11 heures. Après quoi, le gonflement a marché très vite pendant 58 heures, puis s'est ralenti jusqu'au moment de la saturation.

Les autres graines donnent des tracés analogues.

CHAPITRE IV

SUR LES VARIATIONS DU POUVOIR ABSORBANT.

Le pouvoir absorbant d'une graine est le poids d'eau absorbé par cette graine pour arriver à saturation, rapporté à 100 de semences sèches.

Dans les livres classiques ou les travaux originaux (Nobbe, Hoffmann, etc.) on trouve des valeurs de ce pouvoir absorbant et l'on se contente d'indiquer un seul chiffre pour chaque espèce. Exemple :

Lupin	125
Fève	118
Haricot	110
Blé	47
Maïs	38
Balisier	8

On pourrait croire ainsi que le pouvoir absorbant est une valeur fixe et bien déterminée. J'avoue qu'au début de mes recherches, sur la foi de ces chiffres, j'ai cru qu'il en était ainsi, mais je n'ai pas tardé à m'apercevoir que cette valeur du pouvoir absorbant est essentiellement variable. Il est indispensable d'attirer l'attention sur ces faits qui, si l'on n'était prévenu, pourraient conduire à des erreurs grossières.

Pour mettre le fait en évidence, j'ai déterminé le pouvoir absorbant de *graines isolées* et non de lots entiers, comme l'avaient fait sans doute les auteurs antérieurs. Dans ces expériences, pour atténuer autant que possible la cause d'erreur qui provient de l'exosmose des produits solubles, j'ai, conformément aux conseils de MM. Van Tieghem et G. Bonnier (*Soc. bot. de France*, 1880), « immergé les graines et les embryons dans une quantité d'eau peu supérieure à celle qu'un essai préalable avait montré qu'elles peuvent absorber. L'immersion a toujours été prolongée jusqu'à saturation complète, et, pour empêcher à la fois la germination et le développement des organismes étrangers, notam-

ment du *Bacillus Amylobacter*, on a chloroformé l'eau ».

Ceci dit, voici quelques résultats de nos expériences.

a) Pois :

	Poids initial. (Grammes.)	Poids maximum. (Grammes.)	Pouvoir absorbant. (p. 100.)
1re graine..........	0,18	0,36	100
2e —	0,17	0,35	105,8
3e —	0,13	0,28	115,3
4e —	0,16	0,33	106,2
5e —	0,13	0,27	107,6
6e —	0,11	0,25	127,2
7e —	0,12	0,25	108,3
8e —	0,09	9,21	133

b) Lupin blanc :

	Poids initial. (Grammes.)	Poids maximum. (Grammes.)	Pouvoir absorbant. (p. 100.)
1re graine..........	0,61	1,48	142,6
2e —	0,45	1,10	144,4
3e —	0,45	1,10	144,4
4e —	0,35	0,88	151,4
5e —	0,38	0,98	131,5
6e —	0,37	0,91	145,9
7e —	0,17	0,43	142.9
8e —	0,20	0,54	170

c) Maïs :

	Poids initial. (Grammes.)	Poids maximum. (Grammes.)	Pouvoir absorbant. (p. 100.)
1re semence........	0,40	0,60	50
2e —	0,38	0,59	55,2
3e —	0,45	0,68	51,1
4e —	0,40	0,58	45
5e —	0,45	0,68	51,1
6e —	0,33	0,53	60,6
7e —	0,45	0,67	48,8
8e —	0,26	0,43	65,3

d) Ricin sanguin :

	Poids initial. (Grammes.)	Poids maximum. (Grammes.)	Pouvoir absorbant. (p. 100.)
1re graine..........	0,52	0,67	28,7
2e —	0,40	0,55	37,5
3e —	0,43	0,60	39,5
4e —	0,35	0,54	54,2
5e —	0,33	0,51	54,5
6e —	0,34	0,50	47
7e —	0,31	0,45	45,1
8e —	0,32	0,52	62,5

e) Fève des marais :

	Poids initial. (Grammes.)	Poids maximum. (Grammes.)	Pouvoir absorbant (p. 100.)
1re graine..........	2,185	5,55	154
2e —	2,01	5,75	186
3e —	1,78	4,65	161
4e —	1,70	4,57	168
5e —	1,50	3,65	143
6e —	1,31	3,41	160
7e —	1,01	2,90	187

On voit que dans toutes ces expériences,

Le pouvoir absorbant des Pois a varié de 100 à 133.
— — du Lupin blanc a varié de 131,5 à 170.
— — du Maïs — 45 à 65,3.
— — du Ricin sanguin — 28,7 à 62,5.
— — des Fèves — 143 à 187.

D'où, cette conclusion que :

Le pouvoir absorbant est une valeur qui diffère considérablement, non seulement d'une espèce à une autre, mais encore d'une graine à une autre de même espèce.

A quoi tiennent les différences observées dans les valeurs de ce pouvoir absorbant? Les causes nous en sont totalement inconnues (1). Tout ce que l'on peut remarquer dans les expériences précédentes, c'est qu'*il n'y a aucune relation entre le poids des graines sèches et la puissance du pouvoir absorbant.* On ne peut pas dire que les petites graines absorbent plus ou moins que les grosses.

Quand on étudiera l'action des influences extérieures sur l'absorption de l'eau, on ne pourra donc tirer de conclusions nettes des expériences, que lorsque les nombres obtenus seront très éloignés l'un de l'autre et lorsque les expériences, répétées à plusieurs reprises, donneront toujours les mêmes résultats.

(1) Ces causes sont sans doute multiples. M. Gain (*Soc. bot. de France*, 13 juill. 1894) a montré que le pouvoir absorbant des graines provenant de plantes élevées dans un sol sec, n'est pas le même que celui de graines provenant de végétaux cultivés dans un sol humide. Ce n'est qu'une partie de la question, car on observe des variations considérables dans le pouvoir absorbant de graines provenant *d'un même pied* et d'une même gousse, ainsi que je l'ai constaté pour les Pois et les Fèves.

Il y a lieu de se demander maintenant quelle est la partie de la graine qui amène ces variations dans le pouvoir absorbant. Est-ce le tégument ou l'embryon? Pour le savoir, j'ai cherché la valeur du pouvoir absorbant du tégument d'une part et de l'embryon d'autre part. Ces expériences ont été faites, non sur des graines isolées, mais sur des lots de téguments ou d'embryons, plus ou moins brisés, car il est impossible de les obtenir sous un autre état. Il est à noter que les chiffres obtenus ne sont pas rigoureusement absolus, car les téguments sont difficiles à essuyer et les embryons perdent beaucoup plus par osmose quand ils sont mis à nu que dans les graines intactes.

Tous les résultats obtenus ayant été concordants, je ne donne ci-dessous qu'un seul exemple.

a) Fève des marais; téguments :

	Poids init. du lot. (Grammes.)	Poids maximum. (Grammes.)	Pouvoir absorbant. (p. 100.)
1er lot	0,48	1,28	166
2e —	0,61	1,70	178
3e —	0,74	2,05	177
4e —	0,72	1,95	170
5e —	0,94	2,48	163

b) Fève des marais; embryons :

	Poids init. du lot. (Grammes.)	Poids maximum. (Grammes.)	Pouvoir absorbant. (p. 100.)
1er lot	3,35	6,35	89,2
2e —	3,33	6,50	97,8
3e —	3,38	6,35	87,8
4e —	3,28	5,90	79,7
5e —	3,42	6,70	95,8

Ces deux séries d'expériences ainsi que d'autres analogues suffisent à montrer que, de même que pour la graine entière,

1° *Le pouvoir absorbant des téguments d'une même espèce est une quantité variable avec les individus, mais néanmoins enfermée entre certaines limites;*

2° *Le pouvoir absorbant des amandes d'une même espèce est*

une quantité variable avec les individus, mais néanmoins enfermée entre certaines limites.

3° *La variabilité du pouvoir absorbant des graines tient à la variabilité du pouvoir absorbant de toutes leurs parties constitutives.*

Pour terminer ce chapitre, je donnerai ci-après les valeurs du pouvoir absorbant comparé chez les téguments et chez les embryons; ces valeurs ne sont, comme nous venons de le voir, qu'approximatives; elles permettent néanmoins des comparaisons.

a) Embryons de Fève. Poids initial: 16 gr. 49. Poids maximum : 31 gr. 80. Pouvoir absorbant approximatif : 90.

b) Téguments de Fève. Poids initial : 3 gr. 49. Poids maximum : 2 gr. 12. Pouvoir absorbant approximatif : 170.

c) Embryons de Lupin blanc. Poids initial: 1 gr. 02. Poids maximum : 2 gr. 12. Pouvoir absorbant approximatif : 107.

d) Téguments de Lupin blanc. Poids initial : 0 gr. 46. Poids maximum : 1 gr. 05. Pouvoir absorbant approximatif : 128.

e) Embryons de Lupin bleu. Poids initial : 0 gr. 87. Poids maximum : 1 gr. 90. Pouvoir absorbant approximatif : 118.

f) Téguments de Lupin bleu. Poids initial : 0 gr. 35. Poids maximum : 0 gr. 85. Pouvoir absorbant approximatif : 142.

g) Embryon de Courge. Poids initial : 0 gr. 49. Poids maximum : 0 gr. 70. Pouvoir absorbant approximatif: 43.

h) Téguments de Courge. Poids initial : 0 gr. 17. Poids maximum : 0 gr. 37. Pouvoir absorbant approximatif: 117.

i) Embryon de Pois. Poids initial : 0 gr. 86. Poids maximum 1 gr. 67. Pouvoir absorbant approximatif : 94.

j) Téguments de Pois. Poids initial : 0 gr. 08. Poids maximum : 0 gr. 16. Pouvoir absorbant approximatif: 100.

k) Amandes (embryon et albumen) de Ricin sanguin. Poids initial : 1 gr. 200. Poids maximum : 1 gr. 87. Pouvoir absorbant approximatif : 55,8.

l) Téguments de Ricin. Poids initial: 0 gr. 61. Poids maximum : 0 gr. 75. Pouvoir absorbant approximatif : 22,9.

m) Embryon de Haricot blanc. Poids initial : 1 gr. 48.

Poids maximum : 2 gr. 52. Pouvoir absorbant approximatif : 70.

n) Téguments de Haricot blanc. Poids initial : 0 gr. 27. Poids maximum : 0 gr. 76. Pouvoir absorbant approximatif : 181.

Ces expériences montrent que :

1° *Le pouvoir absorbant des amandes et des téguments n'est jamais le même ;*

2° *Le pouvoir absorbant des téguments est presque toujours plus grand* (Fève, Lupin, Haricot, Pois), *que le pouvoir absorbant des amandes; ce n'est que rarement qu'il est plus faible* (Ricin).

CHAPITRE V

SUR LES VARIATIONS DE LA MARCHE DE LA PÉNÉTRATION DE L'EAU.

Dans le chapitre précédent, nous avons montré que le pouvoir absorbant des graines est très variable.

La pénétration de l'eau envisagée depuis l'immersion de la graine jusqu'à la saturation est aussi très variable. C'est ainsi qu'en plongeant des graines de Lupin blanc, de Lupin bleu, de Fèves, de Haricots, de Lentilles dans de l'eau, on voit une partie des graines plissées au bout d'une heure, alors que les autres sont encore intactes. Parmi ces dernières, les unes se plissent au bout de deux heures, tandis que celles qui restent se plissent seulement au bout de 10 h., 20 h., 30 h., 50 h. Certaines enfin *ne se plissent pas du tout* et ainsi que je l'ai constaté par des pesées, n'absorbent pas la moindre parcelle d'eau.

Cette question des graines qui ne gonflent pas dans l'eau a déjà été abordée par plusieurs physiologistes et notamment Detmer. Ce dernier a reconnu que cette non-pénétration n'était pas due à une couche cireuse enveloppant le tégument ; j'ai vérifié le fait à maintes reprises. Detmer en conclut

que le phénomène est dû à « certaines particularités de la structure du tégument », ce qui est au moins vague. J'ai fait des coupes dans les graines d'une même espèce, dont les unes s'étaient gonflées et les autres étaient restées sèches, bien qu'immergées, et je n'ai trouvé aucune différence de structure entre elles. Tout au plus signalerais-je l'observation suivante :

Le testa des graines est en général limité extérieurement par une assise de cellules épidermiques aux membranes fortement épaissies et allongées perpendiculairement à la surface. Or, en faisant des coupes dans des graines gonflées, on voit toujours des fentes, disséminées au hasard, isolant deux cellules voisines, tandis que les autres sont étroitement unies les unes aux autres.

D'autre part, par des coupes faites dans des graines non gonflées après une semaine d'immersion, on voit que ces fentes sont extrêmement rares ; peut-être même celles que l'on observe ne sont-elles dues qu'à l'action mécanique du rasoir.

L'eau pénètre-t-elle dans le testa par les fentes que je viens de signaler? Les graines qui ne se gonflent pas dans l'eau doivent-elles cette propriété à l'absence de ces fentes? C'est là une simple hypothèse que j'émets sans avoir résolu la question.

A propos des graines qui ne se gonflent pas, des graines réfractaires pourrait-on dire, il y a quelques remarques à faire.

1° Beaucoup d'espèces ne présentent jamais de graines réfractaires. Ex. : Pois.

2° Plusieurs espèces ne présentent que rarement des graines réfractaires. Ex. : Lupin blanc.

3° Certaines espèces présentent très souvent des graines réfractaires. : Ex. : Lupin jaune.

4° De nombreuses espèces présentent beaucoup plus de graines réfractaires que d'autres. Ainsi, sur dix graines de *Cytisus Laburnum* mises dans l'eau pendant trois mois, je n'en ai vu qu'une seule se gonfler, et encore ce phénomène

s'était-il produit rapidement, comme si la graine avait été blessée. Les neuf autres sont restées absolument intactes et n'ont pas absorbé d'eau. Il semble donc que chez le Cytise, les graines réfractaires sont la règle.

5° Les graines réfractaires blessées même très légèrement (par exemple, une piqûre d'épingle) gonflent très rapidement.

6° Les graines réfractaires, blessées et gonflées, germent comme celles qui se sont gonflées naturellement.

Enfin je ferai remarquer que ces graines réfractaires sont très utiles aux espèces qui les possèdent, car elles peuvent rester dans le sol très longtemps sans germer et ne sortir de leur torpeur que lorsqu'une blessure, par exemple, une morsure d'insecte, vient à les effleurer. Si l'espèce a été détruite par un cataclysme quelconque, les graines réfractaires peuvent alors la régénérer.

Le début de l'imbibition est donc très variable. Une variation analogue s'observe aussi dans la marche générale du phénomène.

Dans le tableau ci-dessous j'ai indiqué les quantités d'eau absorbées pour 100 de graines ayant commencé à se plisser en même temps. Ces chiffres sont relatifs à des Fèves placées dans de l'eau chloroformée. La lettre (S) indique la saturation.

Poids initial de la graine. (Grammes.)	Quantité d'eau absorbée p. 100 au bout de 24 h.	Quantité d'eau absorbée p. 100 au bout de 48 h.	Quantité d'eau absorbée p. 100 au bout de 72 h.	Quantité d'eau absorbée p. 100 au bout de 96 h.
1,218	76,6	115,5	149,4	150,40 (S)
1,286	19,5	109,1	151,09 (S)	
1,300	112,15	116,45	123,15	123,84 (S)
1,365	87,3	98,9	131,05	139,9 (S)
1,396	128,9	135,2	136,8	137,8 (S)
1,457	134,3	154,8	156,7 (S)	
1,554	59,8	127,7	148,7 (S)	
1,880	91,9	160,89 (S)		
2,0	126,1	137,1	139,5	148,5 (S)
2,133	28,5	101,1	135,3	183 (S)
2,263	136,5	150,5	157,5	169,5 (S)

Comme on le voit, la pénétration de l'eau dans la graine

suit une marche très irrégulière suivant les semences observées : la saturation arrive tantôt au bout de 48 heures, tantôt au bout de 72 heures et de 96 heures. On voit cependant que, avec des Fèves, elle n'a jamais lieu au bout de 24 heures et qu'elle est toujours complète au bout de 96 heures; c'est même à ce moment que la majorité des graines atteint sa saturation.

Conclusion :

La pénétration de l'eau dans les graines, quant à son début et à sa marche, est très variable dans la même espèce.

CHAPITRE VI

SUR L'EAU LIBRE DANS LES GRAINES GONFLÉES.

De quelle façon se répartit l'eau qui a pénétré dans une graine? On admet généralement qu'elle se partage entre le tégument et l'amande, proportionnellement au volume et au pouvoir absorbant de ces deux parties. Cela est vrai en effet pour un certain nombre de semences, telles que le Maïs, le Blé, l'Avoine, l'Orge, où le tégument, l'albumen et l'embryon forment un tout compact, tant à l'état sec qu'à l'état humide. Mais ce serait une grave erreur de croire qu'il en est toujours ainsi. Il suffit en effet d'ouvrir une graine de Haricot gonflée pour voir qu'entre les deux cotylédons, de même qu'entre ceux-ci et le tégument, il y a une certaine quantité d'eau libre.

Voici quelques expériences qui montrent l'importance de ce liquide sur lequel les auteurs n'ont pas attiré l'attention et qui, si on n'était prévenu, pourrait induire en erreur dans les recherches ultérieures de physiologie :

a) Sept graines de Haricot de Soissons blancs à rames pèsent 5^{gr},115. Quarante-neuf heures après leur immersion, elles pèsent 10^{gr},285.

On sépare les téguments des amandes et on essuie les

uns et les autres avec beaucoup de soin, à l'aide de papier joseph. On pèse de nouveau et l'on trouve :

Embryons..............................	8gr,645
Téguments............................	1gr,020

La quantité d'eau libre pesait donc 0gr,620. Elle représente $\frac{1}{8}$ de l'eau totale absorbée. Il est à remarquer que ce chiffre n'est pas tout à fait exact, car l'eau en question tient en dissolution une certaine quantité, très faible d'ailleurs, de matières provenant des substances de réserve.

b) Deux autres expériences faites dans les mêmes conditions ont donné les mêmes résultats.

c) Six graines de Haricot de Soissons pèsent 4gr,560. Vingt-deux heures après leur immersion dans l'eau, c'est-à-dire à un moment où elles ne sont pas saturées, elles pèsent 8gr,750. En séparant les parties constitutives on trouve :

Embryons..............................	7,455
Téguments............................	0,905

Il reste donc 0gr,390 pour l'eau libre. Elle représente $\frac{1}{10}$ de l'eau totale absorbée. Cette proportion est notablement inférieure à celle des graines saturées.

d) Trois autres expériences faites dans les mêmes conditions que la précédente, ont donné tantôt un peu moins $\left(\frac{1}{105}\right)$ tantôt un peu plus $\left(\frac{1}{98} \text{ et } \frac{1}{99}\right)$ pour la proportion d'eau libre.

e) Sept Haricots de Soissons pèsent 6gr,02. Soixante-cinq heures après leur immersion, à un moment où elles ont dépassé leur point de saturation, ces graines pèsent :

Graines gonflées.......................	12,325
Embryons..............................	10,35
Téguments............................	1,245
Eau libre...............................	0,730

Cette eau libre représente $\frac{1}{9}$ de l'eau totale absorbée. Cette proportion est également inférieure à celle des graines saturées.

f) Trois expériences analogue sont donné $\frac{1}{85}$, $\frac{1}{91}$ et $\frac{1}{92}$ pour la proportion de l'eau libre.

De ces expériences, il résulte que, les graines de haricots arrivées au point de saturation, il y a une certaine quantité d'eau libre qui représente environ $\frac{1}{8}$ de l'eau totale absorbée.

Cette proportion est plus faible dans les graines non saturées que dans les graines saturées.

Elle paraît aussi plus faible dans les graines qui sont déjà saturées depuis un certain temps, mais, dans ces dernières, on ne peut rien dire de certain, car le poids des matières solides des graines n'est sensiblement plus le même à l'état sec et à l'état humide.

g) Sept graines de Lupin blanc pèsent 3gr,035. Quarante-neuf heures après leur immersion (saturation) dans l'eau, elles pèsent 6gr,830. Or, les embryons isolés pèsent 5gr,548 et les téguments 1gr,165. La quantité d'eau libre pesait donc 0gr,117. Elle représente $\frac{1}{32}$ de l'eau totale absorbée; elle est donc moins grande que dans le cas du Haricot, mais elle est loin d'être négligeable.

h) Dans quatre autres expériences, la proportion d'eau libre a été trouvée égale à $\frac{1}{35}$, $\frac{1}{31}$, $\frac{1}{31}$, $\frac{1}{34}$.

i) Quatre graines de Fève des marais pèsent 7gr,63. Soixante-cinq heures après leur immersion dans l'eau, on trouve les nombres suivants :

Graines gonflées	14,680
Embryons	11,460
Téguments	2,960
Eau libre	0,260

Cette eau représente $\frac{1}{27}$ de l'eau totale absorbée; elle est donc moins grande que dans le cas du Haricot et plus grande que dans le cas du Lupin blanc.

j) Deux autres expériences faites dans les mêmes conditions que la précédente ont donné $\frac{1}{26}$ et $\frac{1}{25}$ pour la proportion d'eau libre. Comme on le voit, de même que le pouvoir absorbant de la graine, la quantité d'eau libre varie dans la même espèce de graine.

Ajoutons que les pesées ont d'ailleurs été faites, dans toutes les expériences précédentes, avec une grande rapidité et entre deux verres de montre pour éviter les causes d'erreurs provenant de l'évaporation.

Les expériences que nous avons relatées jusqu'ici étaient faites avec des graines saines et avec de l'eau pure. Mais le phénomène est-il de même avec des graines endormies par le chloroforme? Il est facile de voir qu'il n'en est pas ainsi. Il suffit pour cela de plonger des Fèves dans de l'eau chloroformée pour voir qu'au bout de quatre jours, les semences sont extrêmement gonflées, avec un tégument aux formes arrondies et tendu comme la baudruche d'un ballon. En perçant ce tégument, l'eau intérieure jaillit au loin avec force. Voici d'ailleurs les chiffres obtenus avec quatre Fèves pesant 7gr,690, immergées pendant soixante-cinq heures :

Graines gonflées	18,820
Téguments	4,020
Embryons	11,410
Eau libre	3,390

Cette dernière représente $\frac{1}{3}$ de l'eau totale absorbée, chiffre considérablement plus élevé que celui obtenu avec des graines indemnes.

Des expériences relatées dans ce chapitre, on peut tirer les conclusions suivantes :

1° *Dans un certain nombre de graines gonflées, il y a de l'eau libre qui n'appartient ni au tégument, ni à l'embryon, et qui joue un rôle de réserve pour le développement ultérieur de la plantule.*

2° *Cette eau libre, dans les graines saturées, représente une quantité différente suivant les espèces, qui, dans les graines mises en expériences, a été trouvée, par rapport à l'eau totale absorbée, de* $\frac{1}{8}$ *pour le Haricot,* $\frac{1}{32}$ *pour le Lupin blanc,* $\frac{1}{27}$ *pour la Fève.*

3° *La proportion de cette eau libre, rapportée au poids total de l'eau absorbée par la semence, est maximum au moment de la saturation; elle est moindre chez les graines non saturées et chez celles qui sont déjà saturées depuis un certain temps.*

4° *Cette proportion est beaucoup plus considérable chez les graines endormies par les anesthésiques que chez les graines vivantes, puisque, chez la Fève, elle est de* $\frac{1}{3}$ *avec les semences endormies, tandis qu'elle n'est que de* $\frac{1}{27}$ *avec des semences saines.*

Nous avons montré au début de ce travail que l'eau ne pouvait s'épancher seule à l'intérieur du tégument. L'eau rencontrée librement dans les graines gonflées ne peut donc venir que du fait de l'embryon, produisant une attraction osmotique au travers du tégument, lorsqu'il arrive au contact avec lui.

CHAPITRE VII

INFLUENCE DE LA VITALITÉ DES GRAINES SUR LE POUVOIR ABSORBANT.

Le pouvoir absorbant est-il le même avec des graines vivantes, mortes ou endormies?

MM. Van Tieghem et G. Bonnier (1) disent que le pouvoir absorbant n'est pas le même avec des graines vivantes et des graines mortes.

Voici les résultats de quelques expériences où nous avons comparé le pouvoir absorbant de graines aussi identiques que possible, mises les unes dans de l'eau pure, les autres dans de l'eau additionnée de quelques gouttes d'éther sulfurique :

a) Treize graines de Lupin blanc, mises dans l'eau ordinaire :

Poids initial..........................	$5^{gr},29$
Poids maximum......................	$10^{gr},94$
Quantité d'eau absorbée..............	$5^{gr},65$
Pouvoir absorbant....................	106,7

b) Treize graines de Lupin blanc, mises dans l'eau ordinaire :

Poids initial..........................	$5^{gr},1$
Poids maximum......................	$10^{gr},50$
Quantité d'eau absorbée..............	$5^{gr},40$
Pouvoir absorbant....................	105,8

c) Treize graines de Lupin blanc, mises dans l'eau ordinaire :

Poids initial..........................	$5^{gr},8$
Poids maximum......................	$10^{gr},47$
Quantité d'eau absorbée..............	$5^{gr},39$
Pouvoir absorbant....................	106,1

d) Onze graines du Lupin blanc, mises dans l'eau éthérée :

Poids initial..........................	$5^{gr},6$
Poids maximum......................	$10^{gr},42$
Quantité d'eau absorbée..............	$5^{gr},36$
Pouvoir absorbant....................	105,9

e) Quatorze graines de Lupin blanc, mises dans l'eau éthérée :

(1) Ph. Van Tieghem et G. Bonnier, *Action de l'eau sur les organes à l'état de vie latente ou ralentie* (*Soc. bot. de France*, 1880).

Poids initial	$5^{gr},25$
Poids maximum	$10^{gr},72$
Quantité d'eau absorbée	$5^{gr},47$
Pouvoir absorbant	104,1

f) Quatorze graines de Lupin blanc, mises dans l'eau éthérée :

Poids initial	$5^{gr},41$
Poids maximum	$10^{gr},97$
Quantité d'eau absorbée	$5^{gr},56$
Pouvoir absorbant	102,7

g) Sept graines de Haricot blanc, mises dans l'eau ordinaire :

Poids initial	$5^{gr},36$
Poids maximum	$9^{gr},58$
Quantité d'eau absorbée	$4^{gr},22$
Pouvoir absorbant	78,7

h) Huit graines de Haricot blanc, mises dans l'eau ordinaire :

Poids initial	$5^{gr},58$
Poids maximum	$10^{gr},18$
Quantité d'eau absorbée	$4^{gr},60$
Pouvoir absorbant	82,40

i) Huit graines de Haricot blanc, mises dans l'eau ordinaire :

Poids initial	$5^{gr},22$
Poids maximum	$10^{gr},82$
Quantité d'eau absorbée	$5^{gr},60$
Pouvoir absorbant	107,20

j) Sept graines de Haricot blanc, mises dans l'eau éthérée :

Poids initial	$5^{gr},21$
Poids maximum	$10^{gr},58$
Quantité d'eau absorbée	$5^{gr},37$
Pouvoir absorbant	103

k) Huit graines de Haricot blanc, mises dans l'eau éthérée :

Poids initial	5gr,15
Poids maximum	10gr,35
Quantité d'eau absorbée	5gr,20
Pouvoir absorbant	100

l) Huit graines de Haricot blanc, mises dans l'eau éthérée :

Poids initial	5gr,02
Poids maximum	10gr,38
Quantité d'eau absorbée	5gr,36
Pouvoir absorbant	106

m) Six caryopses de Maïs, mis dans l'eau ordinaire :

Poids initial	1gr,800
Poids maximum	2gr,79
Quantité d'eau absorbée	0gr,99
Pouvoir absorbant	55,5

n) Six caryopses de Maïs, mis dans l'eau éthérée :

Poids initial	2gr,3
Poids maximum	3gr,52
Quantité d'eau absorbée	1gr,22
Pouvoir absorbant	53,1

o) Trois graines de Fève, mises dans l'eau ordinaire :

Poids initial	4gr,2
Poids maximum	8gr,65
Quantité d'eau absorbée	4gr,45
Pouvoir absorbant	106

p) Quatre graines de Fève, mises dans l'eau ordinaire :

Poids initial	5gr,4
Poids maximum	11gr,23
Quantité d'eau absorbée	5gr,83
Pouvoir absorbant	108

q) Trois graines de Fève, mises dans l'eau éthérée :

Poids initial	3gr,28
Poids maximum	8gr,20
Quantité d'eau absorbée	4gr,92
Pouvoir absorbant	150

r) Trois graines de Fève, mises dans l'eau éthérée :

Poids initial........................	4gr,4
Poids maximum........................	10gr,7
Quantité d'eau absorbée..............	6gr,3
Pouvoir absorbant....................	145

Comme on le voit par les résultats de ces expériences la vitalité des graines de Lupin et de Haricot n'influe pas d'une manière sensible sur leur pouvoir absorbant, du moins autant qu'il est permis de conclure d'après les résultats très variables que l'on obtient.

On arrive à une conclusion identique pour les semences de Maïs.

Mais il ne faudrait pas croire que c'est là une règle absolue. En effet, en étudiant le phénomène chez les Fèves, nous avons vu que le pouvoir absorbant des graines endormies par l'éther est plus considérable que celui des graines à l'état ordinaire; il est fort probable que cette majoration est due à l'eau interposée qui, ainsi que nous l'avons montré, est plus abondante chez les graines endormies.

On peut donc dire en résumé :

Les graines endormies par les anesthésiques, dans la majorité des cas, absorbent autant d'eau que les graines vivantes (Lupin, Haricot, Maïs); *ce n'est que rarement* (Fève) *qu'elles en absorbent une plus grande quantité.*

CHAPITRE VIII

INFLUENCE DE LA PRESSION SUR L'ABSORPTION DE L'EAU.

A priori, on pourrait croire que la pression de l'eau a une influence positive sur la pénétration de l'eau dans la graine, c'est-à-dire que plus la pression est grande, plus la vitesse de pénétration est rapide.

Il n'en est rien, ainsi que le prouvent les expériences relatées ci-après :

a) Des graines de Lupin blanc pesant 10gr,05 sont plongées

dans l'eau et soumises à une pression de neuf atmosphères. 1h,20 minutes après, on les retire; leur poids est de 10gr,73. La quantité d'eau absorbée a donc été de 6,1 p. 100.

b) Des graines de Lupin blanc pesant 10gr,11 sont plongées dans l'eau à la pression atmosphérique. 1h,20 minutes après, on les retire; leur poids est de 11gr,74. La quantité d'eau absorbée a donc été de 16,2 p. 100.

c) Dix graines de Lupin blanc pesant 4gr,53 sont plongées dans l'eau et soumises à une pression de neuf atmosphères. 1h,15 minutes après, on les retire; leur poids est alors de 4gr,77. La quantité d'eau absorbée a donc été de 5,3 p. 100.

d) Dix graines de Lupin blanc pesant 4gr,62 sont plongées dans l'eau à la pression atmosphérique. 1h,15 minutes après, on les retire; leur poids est alors de 5gr,40. La quantité d'eau absorbée a donc été de 16,8 p. 100.

Dans l'une et l'autre de ces expériences, on voit que les quantités d'eau absorbées dans le même temps sont :

6,1 et 5,3 p. 100 à la pression de neuf atmosphères;

16,2 et 16,8 p. 100 à la pression atmosphérique.

On peut en conclure que *l'augmentation de pression retarde notablement la pénétration de l'eau.*

Ce résultat est évidemment dû à la compression qui s'exerce sur la graine, dont toutes les molécules sont ainsi pressées les unes contre les autres, et ne s'écartent qu'avec peine pour laisser passer l'eau dans leurs interstices. Ces expériences montrent, en outre, combien est grande l'attraction des graines pour l'eau, puisque, pour se gonfler, elles arrivent à vaincre une pression de neuf atmosphères.

CHAPITRE IX

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR L'ABSORPTION DE L'EAU.

On met dans trois vases remplis d'eau, un lot de Haricots. Ces vases sont maintenus à la température constante de 10°,

25° et 50°. De temps à autre, on retire les graines et on les pèse. Les quantités d'eau absorbée pour 100 sont portées sur la figure 6, où la ligne des abcisses représente les temps et la ligne des ordonnées, les quantités d'eau absorbées. L'expérience dans chaque vase est arrêtée quand la courbe devient horizontale, c'est-à-dire quand la saturation est arrivée.

C'est ainsi que l'on obtient les courbes A, B et C de la figure 6. On voit que les graines plongées dans l'eau à 50° ont atteint

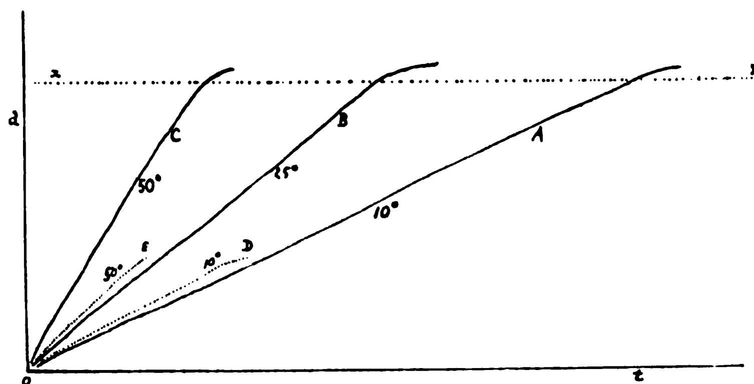


Fig. 6. — Courbes indiquant la marche de l'absorption de l'eau de graines placées à des températures différentes. *o t*, ligne des temps; *a a*, ligne des quantités d'eau absorbées pour 100; A B C, ces trois courbes sont relatives à des Haricots placées respectivement aux températures de 10°, 25°, 50°. La ligne pointillée *x y* est voisine de celle du pouvoir absorbant maximum des Haricots. E D, courbes relatives à des graines de Ricin, placées respectivement aux températures de 10° et de 50°.

leur saturation beaucoup plus vite que les graines à 25° et encore plus vite que les graines à 10°.

On voit aussi que les courbes ne deviennent pas horizontales au même niveau, mais les différences sont peu sensibles et ne dépassent pas les variations habituelles du pouvoir absorbant.

L'action de la température sur la vitesse de l'absorption se comprend facilement par l'écartement plus grand des molécules de la graine aux températures élevées. Elle varie d'ailleurs avec les graines mises en expériences; elle est plus sensible avec les graines à tégument mince qu'avec

les graines à tégument dur : c'est ce qui se voit fort bien dans le graphique de la figure 6, où l'on a représenté en pointillé la marche de l'absorption de l'eau avec des graines de Ricin placées les unes à 10°, les autres à 50°. La différence des vitesses est bien moins sensible qu'avec les haricots.

Conclusion :

La température n'influe pas sur le pouvoir absorbant des graines; elle ne fait qu'augmenter la rapidité de la pénétration de l'eau. Cette augmentation de vitesse est d'autant plus sensible que le tégument est plus mince.

CHAPITRE X

INFLUENCE DE L'INTÉGRITÉ DU TÉGUMENT SUR LA PÉNÉTRATION DE L'EAU.

Comme il est facile de le voir par l'inspection des graines plongées dans l'eau, l'intégrité du tégument a une influence très nette sur la pénétration de l'eau, ce qui d'ailleurs est très naturel. Voici deux expériences, prises entre beaucoup d'autres, qui montrent bien cette influence :

a) Des graines de Lupin blanc sont blessées à l'aide d'une pince coupante. Elles pèsent 7gr,6; on les met dans l'eau à 20° et on les pèse de temps à autre de manière à savoir la quantité d'eau absorbée pour 100.

Nombre d'heures,	Quantité d'eau absorbée p. 100.
85 minutes	35,5
2 heures	50
4 —	54
10 —	80
12 —	90
17 —	105 (saturation).

b) Des graines du même paquet, mais indemnes, mises dans l'eau à la même température, ont accusé les absorptions d'eau ci-dessous :

Nombre d'heures.	Quantité d'eau absorbée p. 100.
85 minutes	14,1
2 heures	17,2
4 —	18,3
10 —	25,1
12 —	26,7
17 —	30,2
25 —	50,2
50 —	105,7 (saturation).

c) Des graines de Haricot sont blessées à l'aide d'un scalpel et mises dans de l'eau à 15°. Voici la quantité d'eau absorbée :

Nombre d'heures.	Quantité d'eau absorbée p. 100.
1 heure	30,5
2 —	35,2
3 —	40,3
5 —	60,1
8 —	70,7
12 —	80,2
15 —	98
17 —	101,5 (saturation).

d) Des graines du même paquet, mais indemnes, mises dans l'eau à la même température, ont accusé les absorptions d'eau ci-dessous :

Nombre d'heures.	Quantité d'eau absorbée p. 100.
1 heure	5,2
2 —	6,3
3 —	7,2
5 —	8,1
8 —	10,2
12 —	17,3
15 —	18,8
17 —	22,2
25 —	35,1
35 —	50,7
40 —	70,1
48 —	98,3
55 —	102,2 (saturation).

On peut conclure de ces expériences :

1° *Une blessure dans le tégument augmente dans des proportions considérables la vitesse de la pénétration de l'eau.*

2° *Elle n'a pas d'influence sur le pouvoir absorbant maximum.*

3° *Le tégument retarde la pénétration de l'eau.*

CHAPITRE XI

ABSORPTION DE L'EAU PAR LES GRAINES PLONGÉES PARTIELLEMENT DANS L'EAU.

La question de l'absorption de l'eau par les graines plongées partiellement dans l'eau a déjà été abordée par divers physiologistes et notamment par Bœhmer, de Candolle, et en dernier lieu par MM. Van Tieghem et G. Bonnier, mais surtout dans le but de savoir en quel point des graines se fait l'absorption. Il était intéressant de connaître l'influence de l'immersion partielle sur la valeur du pouvoir absorbant et de savoir notamment si les graines arrivent au même point de saturation que lorsqu'elles sont entourées d'eau de toute part.

Pour effectuer des expériences dans cet ordre d'idée, on conseille parfois de recouvrir la partie de la graine que l'on veut laisser à sec de vernis, de bitume, de collodion ou de cire, et de plonger la graine tout entière dans l'eau. Ce procédé est absolument à rejeter, car la graine, en gonflant, fait éclater la couche soi-disant protectrice.

Il est bien préférable de plonger les graines imparfaitement dans l'eau. Pour cela, on peut les suspendre à un fil et faire affleurer la partie que l'on veut humidifier dans l'eau. Ce procédé a un inconvénient : l'eau du récipient, surtout en été ou dans l'étuve, s'évapore très vite et les graines sont bientôt à nu ; il faut la renouveler constamment.

Il est bien plus simple d'employer le procédé suivant. Ce procédé consiste à prendre une carte de visite, à la percer de trous et à y introduire les graines à force, en mettant vers le bas la partie que l'on désire mouiller. Il suffit ensuite de faire flotter la carte sur l'eau. Celle-ci peut s'évaporer

sans crainte; les graines et leur support descendent au fur et à mesure; elles sont toujours dans les mêmes conditions.

Ceci dit, voici quelques expériences qui répondent à la question que nous nous sommes posée au début :

a) Graines de Lupin blanc plongées dans l'eau chloroformée de manière que la région hilo-micropylaire ne soit pas mouillée :

	Poids initial. (Grammes.)	Poids maximum. (Grammes.)	Eau absorbée p. 100.
1re graine..............	0,42	0,86	104
2e —	0,41	0,87	112
3e —	0,36	0,70	94

b) Graines de Lupin blanc plongées dans l'eau ordinaire, de manière que la surface de l'eau passe entre les deux cotylédons. Poids initial (5 graines) : 2gr,160. Poids maximum : 4gr,300. Eau absorbée pour 100 : 101.

c) Graines de Lupin blanc mises dans l'eau verticalement, de manière que la région hilo-micropylaire soit seule mouillée :

	Poids initial. (Grammes.)	Poids maximum. (Grammes.)	Eau absorbée p. 100.
1re graine..............	0,36	0,83	130
2e —	0,24	0,55	119
3e —	0,35	5,80	142

La conclusion de ces expériences est que *les graines à tégument mince plongées dans l'eau suivant une large surface arrivent presque au même degré de saturation que les graines immergées entièrement.* On constate aussi que *la quantité d'eau absorbée est suffisante pour provoquer la germination.*

Mais en est-il de même lorsque la région immergée est très petite? Pour le savoir, j'ai mis des graines en contact avec du papier joseph humide par une région très restreinte de leur surface :

A. Lupin blanc, le long de la radicule.

B. Lupin blanc, en un point (2 à 3 millimètres) autre que la région hilo-micropylaire.

C. Fève, le long de la radicule.

D. Fève, le long de la radicule.

Ces quatre graines, quoique placées dans une étuve à 28°, température optimum pour la germination du Lupin, n'ont pas germé.

Le tableau ci-dessous indique les quantités d'eau absorbées :

	Poids initial. (Grammes.)	Poids maximum. (Grammes).	Eau absorbée p. 100.
A..........	0,46	0,47	2,1
B..........	0,43	0,45	4,6
C..........	1,98	2,03	2,5
D..........	1,33	1,36	2,2

La quantité d'eau absorbée est donc insignifiante.

Conclusion :

Les graines plongées dans l'eau par une région très restreinte de leur surface n'arrivent jamais au même point de saturation que les graines immergées entièrement. La quantité d'eau absorbée n'est d'ailleurs pas suffisante pour provoquer la germination.

CHAPITRE XII

ABSORPTION DE LA VAPEUR D'EAU PAR LES GRAINES.

La question de l'absorption de la vapeur d'eau par les graines n'a jamais été abordée par les physiologistes avec toute l'attention qu'elle mérite. M. Detmer cependant s'en est occupé un peu, mais sans avoir tiré de conclusions nettes. Il met même en doute la possibilité de l'absorption de la vapeur par les graines. Pour lui, lorsqu'on met ces dernières dans une atmosphère saturée, la vapeur se condense sur elles en gouttelettes très fines et c'est cette eau liquide qui est absorbée. Il faisait d'ailleurs ses expériences dans une salle à température variable : ce sont là de mauvaises conditions, car 1°, par suite des changements de température, la vapeur d'eau se condense et peut tomber, en effet, en gouttelettes sur les graines (bien que la condensation ait lieu plutôt sur les parois de la cloche), et 2°, les graines vivantes se moisissent rapidement.

A ce propos, il faut ici rappeler que MM. Van Tieghem et G. Bonnier ont étudié ce qu'ils appellent la quantité d'eau minimum nécessaire à la germination en plaçant les graines dans une atmosphère saturée et en notant leur poids au moment de la sortie de la radicule. Ils donnent les résultats obtenus pour la Fève. Cette question est d'ailleurs fort difficile à étudier en raison des moisissures qui envahissent les matériaux d'études et les détruisent : il est extrêmement difficile d'obtenir des germinations dans ces conditions. Pour nombre de graines ou d'akènes, il m'a été impossible d'en avoir, bien qu'elles aient été placées dans une atmosphère assez spacieuse, à la température *optimum*, et que j'aie pris soin d'enlever les moisissures au fur et à mesure de leur apparition. Il faudrait opérer dans une atmosphère exempte de germes et avec des graines sans spores de champignons à leur surface ou à leur intérieur. Ce sont là des conditions fort difficiles, sinon impossibles, à réaliser.

J'ai étudié l'absorption de la vapeur d'eau par les graines, non au point de vue physiologique de la germination, mais seulement au point de vue physique. Pour cela, sauf dans les cas qui seront indiqués, j'ai placé les graines dans une atmosphère humide et chloroformée (1). De cette façon, le développement des moisissures était entièrement entravé. Les cloches étaient placées dans une étuve Roux à température constante, 28° en général. L'absorption se faisant lentement, les expériences sont fort longues, et, dans l'étuve, l'eau du récipient sur lequel repose la cloche se dessèche rapidement. Comme il peut arriver que, par suite d'une absence involontaire d'un jour ou deux du laboratoire, cette eau disparaisse et vienne troubler les résultats d'une expérience en marche depuis plusieurs semaines, j'ai adopté le dispositif représenté par la figure 7 qui n'a rien de bien nouveau, mais qui est très pratique. Il se comprend facilement : c'est un verre rempli d'eau retourné sur une assiette

(1) On peut aussi prendre des graines tuées par la chaleur, mais celle-ci a le tort d'enlever une partie de l'eau de constitution des semences.

également pleine de liquide. Si ce dernier se dessèche, l'eau du verre s'écoule et vient le remplacer. On place le chloroforme dans un petit récipient à part. Mais le plus simple est, après chaque pesée, d'en enduire la face interne de la cloche.

Tout d'abord, on constate ces deux faits très nets et sur lesquels je n'aurais pas insisté si l'on n'avait émis des doutes sur leur réalité :

1° *Les graines sèches plongées dans une atmosphère saturée absorbent directement la vapeur d'eau sans qu'elle ait besoin de se résoudre en gouttelettes liquides.*

2° *Les graines sèches plongées dans une atmosphère humide, mais non saturée, absorbent la vapeur d'eau dans les mêmes conditions.*

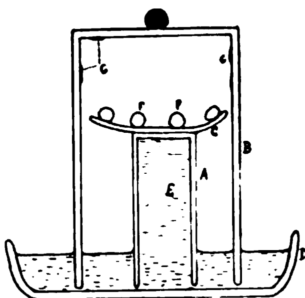


Fig. 7. — Dispositif pour étudier l'absorption de la vapeur d'eau par les graines. — A, verre retourné; B, cloche; C, verre de montre; D, assiette creuse; E, eau du verre; F, graines; G, chloroforme.

Ces deux faits sont d'ailleurs évidents *a priori*, puisque la plupart des matières que renferment les graines sont hygrométriques.

On peut noter aussi que *les graines à tégument mince ne se plissent pas en absorbant de la vapeur d'eau, comme elles le font quand on les plonge dans l'eau.*

Une graine plongée dans une atmosphère humide absorbe donc de l'eau progressivement jusqu'à un moment où son poids n'augmente plus. A ce moment, elle est saturée. La quantité de vapeur d'eau absorbée rapportée à 100 de graines est ce qu'on peut appeler le *pouvoir absorbant pour la vapeur d'eau.* Malgré son intérêt, cette valeur n'a jamais été étudiée; j'ai essayé de combler cette lacune pour treize espèces de graines. Pour cela, les graines étaient placées dans une atmosphère saturée et chloroformée. Le tableau représente donc la valeur moyenne du pouvoir absorbant des graines *mortes* pour la vapeur d'eau. Ces graines sont restées près de trois mois en contact avec la vapeur d'eau; des

pesées ultérieures ont montré que le poids maximum était bien atteint à cette époque. La température était de 28°. *Avant, pendant ou après la saturation, il n'y a jamais eu trace d'eau libre entre le tégument et l'embryon.*

NOMBRE des GRAINES	NOMS DES GRAINES	POIDS DES GRAINES SÈCHES (Grammes.)	POIDS DES GRAINES SATURÉES (Grammes.)	POUVOIR ABSORBANT (p. 100.)
3	Haricot blanc.............	3,27	4,05	23,85
3	Ricin sanguin............	1,50	1,89	26
4	Lupin blanc..............	1,635	2,09	27,82
5	Courge..................	0,91	0,97	6,70
5	Maïs....................	2,18	2,52	15,59
5	Fève....................	8,53	10,39	21,80
7	Orge à deux rangs.........	0,40	0,47	17,50
8	Sarrasin (akènes).........	0,17	0,20	17,64
17	Chanvre (akènes)..........	0,305	0,38	24,59
7	Grand Soleil (akènes)......	0,79	0,95	20,25
8	Lentille.................	0,61	0,77	26,22
5	Pois....................	0,905	1,13	24,76
10	Blé.....................	0,49	0,57	16,32

On voit tout de suite par ce tableau que *le pouvoir absorbant des graines pour la vapeur d'eau est considérablement moins élevé que le pouvoir absorbant pour l'eau liquide.*

On voit aussi qu'*il n'y a pas de relation entre la valeur du pouvoir absorbant et la nature des réserves.*

Une question se pose : Y a-t-il une relation entre la puissance du pouvoir absorbant pour l'eau et celle du pouvoir absorbant pour la vapeur d'eau ? C'est ce à quoi répond le tableau ci-dessous où l'on a indiqué ces deux valeurs *moyennes* et leur rapport :

Nom de la graine ou de l'akène.	Pouvoir absorbant pour la vapeur d'eau (P).	Pouvoir absorbant pour l'eau (P').	Rapport $\frac{P'}{P}$.
Haricot.........	23,85	110	4,5
Ricin...........	26	34,6	1,33
Lupin..........	27,82	105	3,8
Courge..........	6,70	132	9,5
Maïs............	15,59	38	2,4
Fève...........	21,80	118	5,4
Orge...........	17,50	48,2	2,8
Sarrasin.........	17,64	46,9	2,7

Chanvre	24,59	43,9	1,8
Grand Soleil	20,25	56,5	2,7
Lentille	26,22	93,4	3,5
Pois	24,76	100,8	4,06
Blé	16,32	47	2,8

Bien que ces chiffres soient tous approximatifs, on peut cependant en déduire qu'*il n'y a pas une relation étroite entre les deux pouvoirs absorbants pour l'eau et la vapeur d'eau.*

On peut encore faire une remarque. Dans le tableau ci-dessous on a indiqué les valeurs précédentes, mais en les disposant de manière que le rapport $\frac{P'}{P}$ aille en croissant :

	$\frac{P'}{P}$	Pouvoir absorbant pour l'eau (P').
Ricin	1,33	34,6
Chanvre	1,8	43,9
Maïs	2,4	38
Sarrasin	2,7	46,9
Soleil	2,7	56,5
Orge	2,8	48,2
Blé	2,8	47
Lentille	3,5	93,4
Lupin	3,8	105
Pois	4,6	100,8
Haricot	4,5	110
Fève	5,4	118
Courge	19,5	132

Il n'y a aucune loi nette à tirer de ce tableau, mais on peut remarquer cependant que les valeurs de P' semblent *grossièrement* aller en croissant avec le rapport $\frac{P'}{P}$, en d'autres termes que plus le rapport $\frac{P'}{P}$ est élevé, plus P' est grand, et réciproquement.

Au contraire, il n'y a aucune relation entre P et $\frac{P'}{P}$.

Ayant étudié le pouvoir absorbant des graines entières pour la vapeur d'eau, j'ai voulu connaître la même valeur pour leurs parties isolées. Toutes les expériences ayant

abouti au même résultat, je n'en donne qu'une, à titre d'exemple. Elle est relative au Lupin blanc :

	POIDS SEC	POIDS MAXIMUM	POUVOIR ABSORB.
6 téguments................	0gr,39	0gr,45	15,38 %
6 embryons	1gr,79	2gr,40	34,08 %

On voit que *l'embryon absorbe une quantité de vapeur d'eau plus considérable que le tégument.* Nous savons déjà que pour l'absorption de l'eau liquide c'est presque toujours l'inverse.

On peut aussi faire une autre remarque. En supposant les graines ci-dessus intactes, leur poids aurait été de 2,18. Comme leur pouvoir absorbant est de 27,82 p. 100, elles auraient absorbé 0 gr. 6065. Or, dans le cas actuel, elles ont absorbé 0 gr. 67. On peut en déduire que *l'intégrité du tégument diminue le pouvoir absorbant des graines pour la vapeur d'eau.*

Dans l'étude du pouvoir absorbant pour les graines plongées dans l'eau, nous avons constaté de grandes différences individuelles. En est-il de même pour le pouvoir absorbant pour la vapeur d'eau ? Le tableau ci-dessous relatif à du Lupin blanc, résume sept expériences faites en vue de résoudre cette question :

POIDS de la graine sèche.(Gr.)	QUANTITÉ abs. au bout du 6e jour. %	8e jour. %	10e jour. %	12e jour. %	15e jour. %	19e jour. %	22e jour. (saturat.) %
0,45	11,11	14,4	20	26,6	28,8	33,3	37,77
0,26	7,69	11,5	15,3	20,3	25,4	30,3	34,6
0,215	6,75	11,3	18,52	25,2	27,3	32,1	39,5
0,40	10,92	15,3	18,2	19,3	25,2	32,5	37,5
0,49	8,9	10,2	15,2	20,35	25,7	31,8	38,7
0,38	7,3	15,2	18,2	19,3	20	20,5	21,05
0,40	6,2	8,34	9,4	14,2	18,2	19,3	20,2

Il y a donc de grandes différences individuelles relatives au

pouvoir absorbant des graines pour la vapeur d'eau. Les chiffres que nous avons donnés de ce pouvoir absorbant ne doivent donc pas être pris, loin de là, comme des nombres *absolus*, mais *moyens*, donnant simplement une *idée* de sa valeur.

Le tableau que nous venons de donner indique en outre les valeurs successives qu'a prises le pouvoir absorbant. C'est à l'aide de ces chiffres que nous avons établi le graphique de la figure 8. On a porté en abscisses le nombre de jours et en ordonnées la quantité d'eau absorbée. Les courbes A, B, C, D, E, F sont relatives chacune à l'une des graines du tableau.

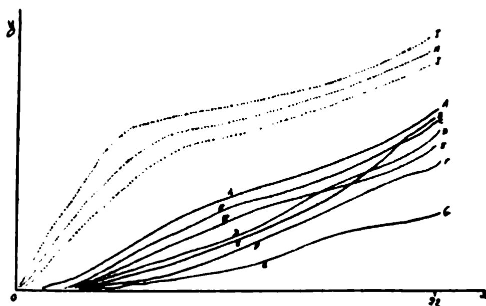


Fig. 8. — Courbes exprimant la marche de l'absorption de la vapeur d'eau par des graines de Lupin blanc. — *ox*, ligne des temps (le chiffre 22 indique le 22e jour); *oy*, ligne des quantités d'eau absorbées; A,B,C,D,E,F,G, courbes relatives à des graines mortes; H,I,J, courbes relatives à des graines vivantes.

Les conclusions à tirer de ce graphique ne sont pas très nombreuses. Tout au plus y voit-on que l'allure des courbes reste à peu de chose près la même bien que le point final diffère. Nous allons cependant voir qu'elles ont leur intérêt. Nous avons en effet cherché de quelle façon marchait l'absorption de la vapeur d'eau avec des graines vivantes. A cet effet, nous avons placé des graines ordinaires dans la cloche précédemment décrite, mais sans chloroforme. L'expérience a dû être arrêtée à moitié chemin par suite de l'envahissement des moisissures et des troubles qu'amène la transpiration de l'embryon sorti de sa vie ralentie.

Les pesées ont été résumées dans le tableau ci-après ; elles sont relatives à trois graines de Lupin blanc :

Poids des graines sèches. (Gr.)	Quantité d'eau absorbée au bout de 24 h. °/°	3e jour.	4e jour.	6e jour.	8e jour.	12e jour.	15e jour.	19e jour.	22e jour.
0,365	9,5	26	34,2	42,4	42,5	43	52	60	67,1
0,365	8,7	17,9	27,1	33,4	39,1	45,3	50,2	52,3	58,9
0,45	6,1	15,3	25,4	29,2	30,1	33,1	49,2	55,3	60

Ce sont ces valeurs qui, dans le graphique de la figure 8, donnent les courbes pointillées H, I et J. Le résultat est, on le voit, très net : *la vitalité de la graine influe d'une manière considérable sur l'absorption de la vapeur d'eau.* L'ensemble des courbes des graines chloroformées est franchement distinct de celui des graines vivantes. *Dans le cas du Lupin, la vitalité augmente sensiblement l'absorption, en valeur absolue et en vitesse.*

Il ne faudrait pas croire que toutes les graines agissent de la même façon, comme l'indiquent les expériences relatées ci-après.

Marche de l'absorption de la vapeur d'eau chloroformée par six caryopses de Maïs :

	Grammes.	Quantité d'eau absorbée p. 100.
Poids sec.............	2,17	
1er jour...............	2,32	6,9
2e —	2,45	12,9
3e —	2,62	20
4e —	2,65	22,1
6e —	2,70	24,4
8e —	2,71	24,5
10e —	2,85	31,2
12e —	2,89	33,2
15e —	2,92	34,5
19e —	2,96	36,3
22e —	2,99	37,78

Marche de l'absorption de la vapeur d'eau non chloroformée par huit caryopses de Maïs :

	Grammes.	Quantité d'eau absorbée p. 100.
Poids sec...	2,79	
1er jour................	2,96	6,9
2e —	3,04	8,9
4e —	3,11	11,4
7e —	3,15	12,2
11e —	3,16	13,2
14e —	3,30	17,9
17e —	3,36	20
22e —	3,36	20

Ces variations sont représentées par deux courbes dans le graphique de la figure 9.

On voit qu'*avec le Maïs*, contrairement à ce qui a lieu pour le Lupin, *la vitalité de la graine*(ou plus exactement du caryo-

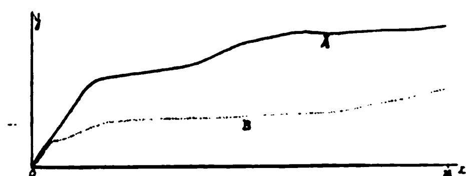


Fig. 9. — Courbes exprimant la marche de l'absorption de la vapeur d'eau par des caryopses de Maïs. — *ox*, ligne des temps (le chiffre 22 indique le 22e jour); *oy*, ligne des quantités d'eau absorbées; A, courbe relative à des semences vivantes; B, courbe relative à des semences mortes.

pse) *a diminué le pouvoir absorbant pour la vapeur d'eau*, en vitesse et en valeur.

Mais des expériences sur le Lupin et le Maïs, il résulte nettement que *la vitalité de la semence influe d'une manière très notable, en plus ou en moins suivant les cas, sur l'absorption de la vapeur d'eau.*

Ce résultat est fort intéressant, car nous avons vu que le pouvoir absorbant *pour l'eau liquide* n'était pour ainsi dire pas influencé par la vitalité de la semence.

CHAPITRE XIII

SUR LA RUPTURE DU TÉGUMENT DES GRAINES AU MOMENT DE LA GERMINATION.

La radicule, au moment de la germination, doit percer le

tégument pour se développer au dehors. Elle ne se contente pas de trouer simplement le tégument; on voit celui-ci éclater suivant une surface assez grande. Quelles sont les forces qui interviennent dans ce travail ? Telle est la question que nous allons aborder dans ce chapitre. Dans nombre de livres classiques, il y a à cet égard une erreur qu'il convient de rectifier. On trouve en effet dans ces ouvrages, des phrases dans le genre de celle-ci : « L'amande absorbant beaucoup d'eau, opère une forte tension sur le tégument qui finit par se déchirer. » Ainsi envisagée, la rupture du tégument semble causée par le phénomène de l'absorption de l'eau. Il est facile de montrer qu'il n'en est rien.

Des graines de Haricot, de Lupin, Moutarde, Fèves, Pois, Lentilles, etc., sont mises dans l'eau chloroformée. Elles se saturent d'eau, mais *jamais* on n'observe de rupture du tégument. Ce n'est donc pas la dilatation de l'amande qui fait rompre ce dernier.



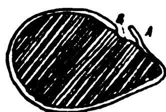


Fig. 10. — Graine (grossie) de *Glaucium luteum*. — I, graine vue sur le côté au moment de sa déhiscence ; A, clapet ; B, fente. II, coupe transversale de la graine au moment de sa déhiscence ; A, clapet ; B, amande.

Je ne connais à cette loi qu'une exception, c'est celle de la graine du *Glaucium luteum*. La graine mise dans l'eau chloroformée gonfle et éclate de la même façon qu'elle le fait au moment de la germination. Cette déhiscence s'opère d'ailleurs d'une manière toute particulière, sous la forme d'un clapet (fig. 10) qui se soulève soit à droite, soit à gauche, sur l'une des faces planes de la semence.

Mais s'il est bien démontré que, à part l'exception précédente, l'amande est incapable à elle seule, physiquement, de faire éclater le tégument, peut-être y aide-t-elle un peu en distendant ce dernier. Voici qui prouve qu'il n'en est rien :

Des graines de Lupin, Haricot, etc., sont mises dans l'eau chloroformée jusqu'à saturation. A ce moment, on découpe

avec un scalpel une calotte plus ou moins considérable du tégument, sans entamer l'embryon. Le tégument est ainsi divisé en deux parties : il reste en place, sans se rétracter et sans mettre à nu la surface de l'amande. Il n'est donc pas distendu par cette dernière.

Dans l'expérience précédente, on pourrait croire que la distension du tégument par l'amande s'est produite lentement et qu'au moment de la saturation, il s'est, pour ainsi dire, adapté à cette distension et que c'est pour cela qu'il ne revient pas sur lui-même. Pour le savoir, coupons une graine sèche de Lupin en faisant passer le scalpel entre les deux cotylédons, et laissons l'amande et le tégument séparément dans l'eau. Au moment de la saturation, on voit que la première entre tout entière dans le second.

Des expériences précédentes, on peut conclure :

1° *La déhiscence du tégument n'est pas produite par l'amande distendue d'eau;*

2° *L'amande gonflée ne produit même pas une tension sur le tégument.*

La déhiscence du tégument et la sortie de la radicule sont des phénomènes essentiellement vitaux produits par la croissance de cette dernière.

Ce fait est à rapprocher du gonflement des grains de pollen. Ceux-ci, on le sait, éclatent généralement, sous la simple action de l'absorption de l'eau.

Cette radicule, devenant trop grande, finit par distendre le tégument et le faire éclater. Le mécanisme de ce phénomène est d'ailleurs mal connu. Quand on compare la résistance considérable du tégument et la fragilité relative de la radicule, on ne peut que se demander comment celle-là peut arriver à percer celui-ci. Pour ma part, bien que je n'aie pu mettre le fait en évidence, je suis persuadé que la radicule sécrète une diastase, laquelle ramollit localement le tégument, ce qui lui permet de le transpercer.

En effet, en examinant des coupes pratiquées dans le tégument au niveau de la radicule, on voit, au moment de

la déhiscence, les cellules plus ou moins dissociées, comme si elles avaient été attaquées par une diastase. D'autre part, en isolant un grand nombre de téguments de graines germées, en les traitant par l'eau, l'alcool, et reprenant par l'eau, on constate la présence manifeste d'une diastase, malheureusement en trop petite quantité pour qu'on puisse connaître ses propriétés. On ne peut d'ailleurs savoir exactement son origine.

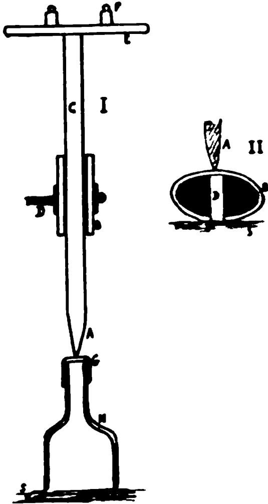


Fig. 11. — Appareil destiné à mesurer la force de résistance du tégument (schéma). — I. A, partie effilée de la baguette de verre ; B, tube dans lequel glisse la baguette de verre ; C, baguette de verre ; D, support ; E, plateau ; F, poids ; G, tégument ; H, support creux pour le tégument ; S, table sur laquelle repose l'appareil ; II. Autre dispositif : A, partie effilée de la baguette de verre ; B, tégument ; C. amande ; D, canal ; S, table sur laquelle repose le panier.

Toutefois, à l'appui de l'idée que j'émets, je veux citer une expérience qui prouve manifestement que la radicule ne peut simplement, par sa force, percer le tégument.

Le petit appareil dont je me suis servi (fig. 11. I) se compose essentiellement d'une baguette de verre effilée à la partie inférieure de manière à avoir exactement la même forme que la radicule, et portant à la partie supérieure un plateau de liège sur lequel on peut placer des poids. La baguette glisse dans un tube de verre, qui la maintient verticale, et vient s'appliquer sur une portion du tégument d'une graine gonflée et reposant sur l'orifice d'un autre tube plus petit. Les bords du tégument sont rabattus et serrés autour du tube, de manière à former une membrane bien tendue. On peut aussi prendre une graine et la percer d'un canal de manière à ne laisser subsister qu'une portion du tégument. De cette façon, on est dans les conditions à peu près normales (fig. 11. II).

Quand l'opération est prête, on met des poids sur le

plateau jusqu'à ce que la baguette transperce le tégument. J'ai pu, ainsi, avec des téguments de Lupin blanc, mettre 100, 150 et même 200 grammes sans voir aucune déchirure.

La radicule peut-elle opérer une pareille force ? Pour le savoir, on isole la radicule d'une graine gonflée de Lupin, en la laissant attachée seulement à une petite portion des cotylédons. On plonge le tout dans la cire de manière que le sommet de la radicule sorte seul. Sur elle vient s'appliquer une planchette très légère (fig. 12). On y place

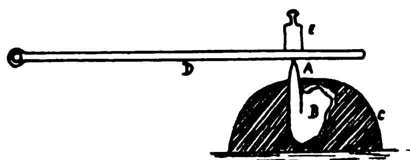


Fig. 12. — Appareil pour mesurer la résistance de la radicule à l'écrasement. — A, radicule; B, partie des cotylédons; C, cire; D, plateau; E, poids.

des poids jusqu'à ce que la radicule soit écrasée. On constate ainsi que 50 grammes suffisent à écraser la radicule, chez le Lupin. Par des coupes, on se rend compte que le point végétatif est atteint et que la racine ne pourrait ainsi plus croître. Cette radicule qui ne peut résister à une pression de 50 grammes, ne peut donc percer le tégument qui demande pour cela une pression d'environ 150 grammes.

Nous concluons :

La radicule, par la simple force qu'elle développe en croissant, est incapable de percer le tégument. Il est probable qu'elle sécrète une diastase, laquelle diminue la résistance de ce dernier en dissociant les cellules.

La sortie de la radicule dans les graines dures et les akènes résistants fera l'objet d'un travail ultérieur.

DEUXIÈME PARTIE

SUR LE GONFLEMENT DES GRAINES

Les graines plongées dans l'eau présentent un phénomène fort curieux. Quand, au bout d'un certain temps d'immersion, on mesure le volume de la graine gonflée, on trouve que celui-ci n'est presque jamais égal au volume de la graine sèche, additionné de celui de l'eau qui y est entrée : tantôt ce volume est plus grand et l'on dit alors qu'il y a eu *dilatation*, tantôt il est plus petit et l'on dit qu'il y a eu *contraction*. Quelles sont les raisons de ces faits en apparence paradoxaux?

CHAPITRE XIV

HISTORIQUE.

Le problème déjà abordé accidentellement par plusieurs auteurs (1) a été surtout étudié par le Dr W. Detmer (2), professeur à l'Université d'Iéna.

Ce savant s'est servi pour étudier les différences de volume d'un ballon d'une capacité d'environ 600 centimètres cubes et dans lequel on met environ 300 grammes de graines, notamment des Pois. On remplit le ballon d'eau et on le

(1) Citons surtout les travaux suivants :
Wiesner, *Versuchsstationen*.
Nobbe, *Handbuch der Samenkunde*.
Horky in F. Haberlandts, *Wissenschaftl.-prakt. Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbanes*.
Hales, *Statique des végétaux*.
N. J. C. Müller, *Botanische Untersuchungen*, IV.
(2) Detmer, *Wollnys Forschungen auf dem Gebiete des Agriculturphysik*, H. 2.
Id., *Journal f. Landwirthschaft*, 27 Jahrgang.
Id., *Vergleichende Physiologie des Keimungs Processes der Samen*. Iéna, 1880.

ferme à l'aide d'un bouchon traversé par un thermomètre et par un tube de 0,5 centimètres de diamètre, ouvert aux deux bouts. Toutes les cinq minutes on note le niveau de l'eau dans ce tube, au moyen d'une règle graduée en millimètres. On fait ensuite si on le désire la correction due à la température.

Le procédé employé par l'auteur est extrêmement grossier, car il ne fait aucune sélection dans les graines qu'il emploie et qui sont ordinairement des Pois, c'est-à-dire des semences où les téguments sont souvent blessés. Le nombre des expériences effectuées et le peu de variété dans les graines employées, fait que les conclusions qu'il en tire n'ont pas une base suffisamment solide, d'autant plus que les expériences durent un temps beaucoup trop court.

Le second et dernier travail à citer sur le même sujet est celui de M. Leclerc du Sablon (1). Pour étudier les variations de volume, il a employé un moyen simple, mais qui n'est pas très sensible, qui « consiste à mesurer le poids et le volume des graines avant l'immersion et un certain temps après. Le poids de la graine humectée, comparé au poids de la graine sèche, donnera le poids, et, par conséquent, le volume de l'eau absorbée. En ajoutant ce volume à celui de la graine sèche, on a le volume qu'aurait la graine s'il n'y avait eu ni contraction ni dilatation. Il ne reste plus qu'à comparer le nombre ainsi obtenu à celui qu'on a trouvé pour le volume réel de la graine et l'on voit s'il n'y a eu ni contraction, ni dilatation. Si l'on effectue des mesures après des temps différents d'immersion, on peut suivre les variations qui se produisent. » M. Leclerc du Sablon donne les résultats obtenus sur 10 grammes de Fève, Maïs, Orge, Courge, Buis, Févier, Lupin, etc. Quand les différences de volume étaient très faibles, il s'est servi de la méthode suivante : « On se sert d'un flacon muni de deux tubulures, une à la partie supérieure, comme dans les

(1) Leclerc du Sablon, *Expériences sur l'absorption de l'eau par les graines.* (*Bull. Soc. bot. de France*, 6 avril 1889.)

flacons ordinaires, et une autre, horizontale à la partie inférieure. La tubulure inférieure est fermée par un bouchon traversé par un agitateur qu'on peut faire monter ou descendre par glissement. Ceci posé, on remplit le flacon d'eau, on y met en même temps un poids connu de graines et on ferme de façon que l'intérieur du flacon ne communique avec l'extérieur que par le tube de la tubulure inférieure. » On note le déplacement de l'eau dans le tube et l'on voit ainsi s'il y a dilatation ou contraction. M. Leclerc du Sablon a appliqué cette méthode aux Pois, aux Haricots, au Colza, au Lin, etc.

M. Leclerc du Sablon n'émet aucune hypothèse sur les causes des variations de volume ; sa principale conclusion est qu'il y a de très grandes variations individuelles et que, dans certains cas, avec une même espèce de graine, on a tantôt une dilatation, tantôt une contraction.

Le problème du gonflement des graines restait, pour ainsi dire, presque totalement à résoudre. Il fallait perfectionner les méthodes employées, voir à quoi étaient dues les variations individuelles observées et enfin trouver les raisons de la dilatation et de la contraction. Ce sont ces différents points que nous allons aborder.

CHAPITRE XV

DESCRIPTION D'UN APPAREIL INSCRIPTEUR DU PHÉNOMÈNE.

L'appareil dont je me suis servi pour étudier les changements de volume de l'eau et des graines qui se gonflent se compose essentiellement (fig. 13) d'une boule en verre B, d'une capacité d'environ 1/3 de litre. A sa partie supérieure, ce réservoir porte une tubulure A de $0^m,06$ de longueur et $0^m,04$ de diamètre, pouvant être oblitérée par un bon bouchon de caoutchouc E, traversé en son milieu par un agitateur mobile F, glissant à frottement doux.

A sa partie inférieure, le réservoir se continue avec un

tube de 0^m,08 de long, se recourbant de manière à devenir

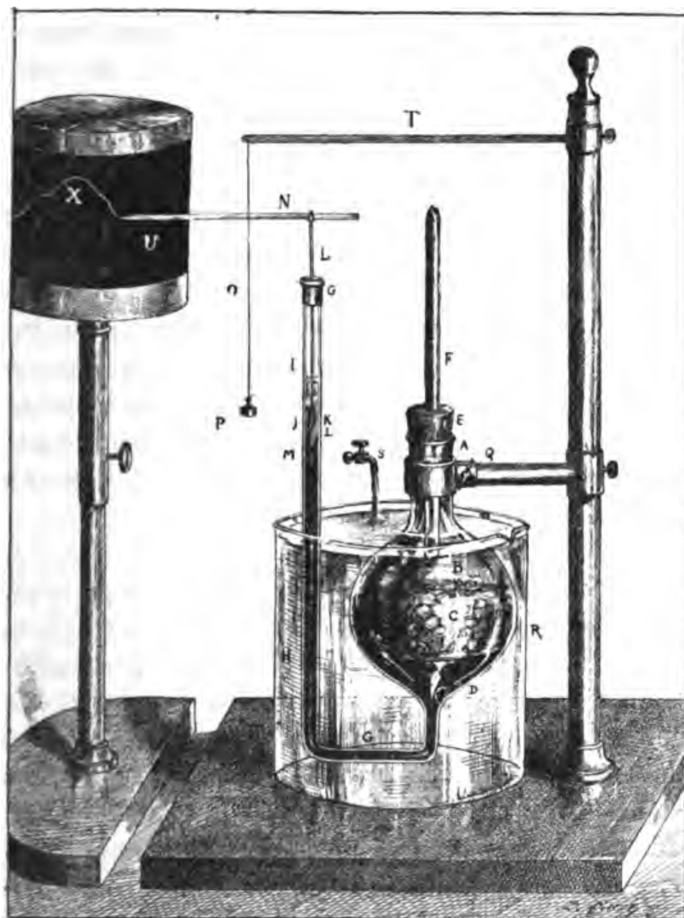


Fig. 13. — Appareil servant à inscrire les variations de volume des graines et de l'eau qu'elles renferment. — U, cylindre enregistreur; X, courbe tracée; N, paille inscriptrice; O, fil à plomb; P, poids; L, tige du flotteur; G, douille guidant le flotteur; JKL, flotteur; M, tube renfermant le mercure où repose le flotteur; S, courant d'eau; H, branche ascendante; G, branche horizontale; D, mercure de l'ampoule; B, ampoule; C, graines; T, support du fil à plomb; Q, support de l'ampoule; A, col de l'ampoule; E, bouchon; F, agitateur.

Nota. — Dans ce dessin il y a deux points à rectifier : 1° les graines C ne doivent former qu'*une* seule couche à la surface du mercure D; 2° la paille N doit avoir la même longueur de part et d'autre de la tige L.

horizontal sur une longueur de 0^m,09. Ce dernier se recourbe enfin en une branche verticale, bien calibrée, de

$0^m,20$ de long et $0^m,0035$ de diamètre intérieur. La section de la cavité intérieure de ce tube est donc de $9^{mm},65$.

J'ai également employé, mais plus rarement, des réservoirs de 1/6 de litre et des tubes de $1^{mm},5$ de diamètre intérieur.

Dans le réservoir se trouvent les graines, l'eau et du mercure qui se continue dans la branche horizontale et jusqu'à une certaine hauteur dans la branche verticale du tube.

Sur la surface libre du mercure repose un petit flotteur en aluminium, formé d'un tronc de cône et d'un cylindre. Ce dernier porte à sa partie supérieure une mince tige de fer de $0^m,22$ de long qui supporte à son sommet une paille réunie à elle par de la cire et coupée en biseau à une de ses extrémités. La tige de fer est maintenue verticale par un petit chapeau en laiton, percé en son centre d'un petit trou dans lequel elle peut glisser sans frottement.

Quand on commence à faire des expériences, on est tenté de fixer la tige de fer à l'extrémité non pointue de la paille; c'est une pratique essentiellement mauvaise et qui fait parfois manquer nombre d'expériences. En effet, la paille, pesant d'un seul côté, entraîne la tige obliquement et lui fait toucher les bords du trou du petit chapeau. Ce frottement est alors suffisant pour arrêter la marche du flotteur. Il faut donc coller la tige *au milieu* de la paille : le flotteur reste de cette façon vertical et ne frotte pas sur le chapeau.

La pointe du style en paille est guidé par un fil de soie maintenu vertical par un petit poids. Elle s'appuie sur un cylindre inscripteur recouvert d'un papier enduit de noir de fumée. Les cylindres que j'ai employés avaient une circonférence de $0^m,295$ et faisaient un tour complet, l'un en une semaine, l'autre en un jour.

Tout l'appareil, à l'exception de la tubulure et du sommet de la branche verticale, est plongé dans un vase rempli d'eau et parcouru par un courant à température constante. De cette façon on n'a pas à craindre que les changements de la température ambiante ne viennent dilater ou contracter le

mercure et faire croire ainsi, à une augmentation ou à une diminution de volume des graines.

Le courant d'eau a aussi l'avantage d'enlever la chaleur dégagée par la combinaison de l'eau et des matières de réserve, chaleur qui serait capable de produire un déplacement notable du flotteur : ce courant d'eau est très important.

D'après la description de cet appareil, il est facile de concevoir son mode de fonctionnement. Si l'augmentation de volume des graines est exactement égal à la quantité d'eau qu'elles ont absorbée, le volume du liquide du réservoir ne change pas et le style trace une ligne horizontale. Si l'augmentation de volume des graines est plus grande que la quantité d'eau qu'elles ont absorbée, le volume du liquide du réservoir devient plus grand, le flotteur s'élève et le style inscrit une ligne ascendante. Si enfin, il y a contraction, c'est-à-dire si l'augmentation du volume des graines est inférieure à la quantité d'eau qu'elles ont absorbée, le volume total diminue, le flotteur s'abaisse et le style inscrit une ligne ascendante.

De cette façon, les moindres différences de volume s'inscrivent sur le cylindre enregistreur, à la condition d'employer un nombre de graines suffisamment grand et un tube suffisamment étroit. Ceci dit, voyons de quelle façon on procède pour mettre l'appareil en travail.

Du mercure *bien propre* étant versé dans le réservoir, on achève de remplir celui-ci avec de l'eau et on projette dans le liquide les graines, en ayant soin de suivre les conseils que nous donnons plus loin. Ceci étant fait, on met en place le bouchon et on enfonce l'agitateur. Le mercure s'élève dans la branche verticale et une partie s'écoule par l'extrémité libre. On retire alors un peu l'agitateur, suffisamment pour que le mercure descende vers le milieu environ de la branche verticale. C'est alors seulement que l'on introduit le flotteur et qu'on appuie légèrement la pointe de la paille à l'aide du fil à plomb sur le cylindre.

Ici se place un détail, infime en apparence, mais qui a eu, pour moi, une importance considérable, puisque, pour l'avoir méconnu, mes recherches ont été très aléatoires pendant fort longtemps : ce n'est guère qu'à partir de l'époque où je l'ai mis en lumière que j'ai pu recueillir les graphiques dont il est question dans ce travail. Les variations de volume étant presque toujours très faibles, et comme on est obligé pour des raisons que j'exposerai plus loin à se limiter dans le nombre des semences mises en expériences, on est forcé de ne se servir que d'un tube de très faible diamètre.

Au début, pour me conformer à l'habitude des physiologistes qui ont l'occasion d'employer des manomètres inscripteurs, je prenais grand soin de tenir l'intérieur du tube bien sec, ainsi que la surface du mercure. Malgré le bon calibrage du tube et la régularité du cylindre d'aluminium, presque à chaque expérience il arrivait un accident à ce dernier. Avec un tube de très faible diamètre, le flotteur se laissait submerger par le mercure se dilatant ou restait adhérent au verre quand le mercure redescendait. Si la lumière du tube était moyenne, le premier accident était bien écarté, mais le second subsistait souvent. Or, ce fait se produisant même une seule fois, l'expérience était perdue. En désespoir de cause, j'eus l'idée, pour rendre l'adhérence du mercure et du flotteur plus intime, de mouiller légèrement la surface du ménisque avec de l'eau. Les résultats obtenus furent, s'il était possible, encore plus mauvais que précédemment : l'eau se glissant entre le verre et le flotteur, maintenait celui-ci fixe par capillarité quand le mercure descendait. Continuant mes tâtonnements, j'eus le plaisir de voir aboutir mes efforts d'une façon aussi simple qu'inattendue, en mettant dans le tube suffisamment d'eau pour noyer complètement le flotteur. Dès lors, je vis l'appareil inscripteur suivre avec la plus grande fidélité les divers mouvements du mercure : l'eau faisait adhérer facilement le flotteur au mercure et lui permettait de glisser le long du tube. De plus, le petit

chapeau étant percé d'un très petit orifice, il n'y a pas à craindre l'évaporation de l'eau du tube : l'appareil peut fonctionner plusieurs jours sans inconvénient. Cette méthode n'est pas applicable à un cylindre d'ivoire, car celui-ci, en contact de l'eau, se dilate et ne peut plus glisser dans le tube.

CHAPITRE XVI

CHOIX DES GRAINES A EMPLOYER.

Nous venons d'indiquer comment on peut recueillir les graphiques des changements de volume. Tous les détails que nous avons donnés sont indispensables pour arriver à des résultats satisfaisants. Mais ce n'est pas seulement sur l'appareil que doit se porter l'attention, mais encore et surtout sur les graines.

En effet, avec l'appareil décrit, en le mettant toujours dans les mêmes conditions, et en se servant d'une même espèce de graine, il arrive souvent qu'on aboutit à des résultats tout à fait différents les uns des autres. Nous avons élucidé les raisons de ces variations et nous avons fini par fixer les conditions de l'expérience.

Pour étudier en effet les changements normaux de volume qui se manifestent pendant le gonflement, il convient de faire parmi les graines que l'on récolte dans la nature ou que l'on trouve dans le commerce un choix méticuleux : on ne doit prendre que les graines qui sont absolument exemptes de toute blessure. Il faut à cet effet examiner la surface du tégument à l'aide d'une loupe et faire bien attention à ce qu'il ne présente aucune fissure. C'est là, bien qu'il y paraisse au premier abord, une opération très délicate et de la plus haute importance pour avoir des résultats toujours identiques à eux-mêmes : en effet, la contraction due à la présence d'une seule graine blessée peut parfois être plus importante que la dilatation due à dix graines intactes; on

comprend que, dans ces conditions, le résultat final soit profondément altéré.

En général, on opère sur une dizaine de graines de manière qu'elles ne soient disposées que sur une seule couche à la surface du mercure : de cette façon, en regardant au travers du verre, on peut surveiller le gonflement et voir s'il se fait d'une façon normale. Les graines blessées se gonflent, en effet, considérablement plus vite que les graines intactes ; il arrive souvent que, parmi les semences que l'on a mises dans l'eau, croyant qu'elles étaient intactes, une ou deux d'entre elles présentent une petite fissure ; on reconnaît leur présence à leur gonflement rapide et à leur plaie dont les bords s'entr'ouvrent petit à petit. Quand cet accident survient, il faut arrêter l'expérience et en recommencer une autre, avec de nouvelles graines. Avec des Lentilles ou des Pois, j'ai souvent été obligé de recommencer l'expérience plus de trente fois, avant d'obtenir un résultat satisfaisant.

Avant de mettre les graines dans le réservoir, on les compte et on les pèse. On les prend alors avec les doigts humides et on les frotte de manière à imprégner bien d'eau la surface. Sans cette précaution, les graines entraînent avec elles des bulles d'air qui, plus tard, se dissout en partie ou vient se rassembler au-dessous du bouchon et créer une couche élastique dont la compressibilité altère les mouvements du flotteur. Si, par hasard, quelque bulle est entraînée, on la détache en agitant fortement l'eau avec un agitateur.

Mais, nous le répétons, *en ce qui concerne l'étude des variations de volume total des graines et de l'eau qu'elles contiennent, la condition nécessaire, pour obtenir des résultats toujours identiques, consiste à ne prendre que des graines indemnes de toute blessure et qui se gonflent en même temps et de la même façon.*

CHAPITRE XVII

DISPOSITIF POUR METTRE EN ÉVIDENCE, DANS UN COURS PUBLIC, LE PHÉNOMÈNE DES VARIATIONS DE VOLUME DUES AU GONFLEMENT.

Dans un cours public, on peut montrer le phénomène du gonflement en mettant simplement des graines avec de l'eau dans un flacon dont le bouchon est percé d'un tube vertical. On note le niveau de l'eau au début de l'expérience à l'aide d'un trait de couleur. On fait constater au bout d'un instant à l'auditoire que le niveau de l'eau s'est élevé.

Cette façon de procéder n'est pas très bonne, à notre avis, parce que la colonne d'eau est pour ainsi dire invisible pour l'auditoire et celui-ci est obligé de croire le professeur sur parole.

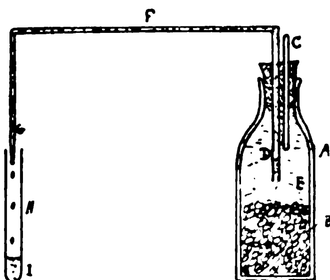


Fig. 14. — Dispositif pour mettre en évidence dans un cours public le phénomène des variations de volume dues au gonflement (dilatation). — A, vase; B, graines; C, agitateur; D, tube; E, eau; F, tube; G, partie effilée du tube.

Le dispositif que nous avons imaginé ne prête pas à la même observation (fig. 14). Voici en quoi il consiste. On prépare d'avance : 1° un flacon à col droit de trois quarts de litre et à parois assez résistantes; 2° un bouchon percé de deux trous, dont l'un est traversé par un agitateur enduit de vaseline et dont l'autre donne passage à un tube d'abord vertical, puis horizontal, et enfin recourbé à son extrémité légèrement effilée par une branche verticale et descendante; 3° un tube à essais dans lequel on a agité du rouge d'aniline en poudre, de manière à en imprégner les parois.

Ceci étant établi, au moment où le professeur commence à parler du gonflement, on met dans le flacon un demi-litre

de graines de Lupin blanc (graines que nous recommandons tout particulièrement) et l'on achève de remplir avec de l'eau en ayant soin de remuer les graines avec un tube pour chasser l'air interposé entre les semences. On bouche aussitôt le flacon avec le bouchon muni d'un tube E, mais sans agitateur. Quand le bouchon est bien enfoncé, on introduit l'agitateur de manière à amener l'eau jusqu'à l'extrémité effilée du tube, en F. A ce moment, tout l'appareil est absolument rempli d'eau. On met le tube à essai G au-dessous de l'extrémité F. Bientôt on voit l'eau couler goutte à goutte en G; aussitôt bouché, il prend une couleur rouge foncé visible de tous les points de la salle. Personne ne peut douter après cette expérience que la quantité dont le liquide se gonfle n'est pas égale à la quantité d'eau absorbée. On pourrait l'appeler l'expérience « du vase qui se vide tout seul ».

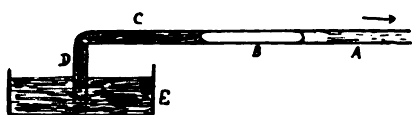


Fig. 15. — Modification à l'appareil de la figure 14, pour montrer la contraction. — A, partie du tube (branche F dans la figure 14) contenant de l'eau; B, index d'air; C, liquide coloré; D, branche verticale du tube; E, vase renfermant un liquide coloré. La flèche indique le sens dans lequel se produit l'aspiration.

Pour montrer la contraction qui accompagne le gonflement de certaines graines, on se sert (fig. 15) encore du flacon A, du bouchon D, du tube E et de l'agitateur C. Mais, on met dans le vase des caryopses de Maïs et l'on ne fait venir l'eau que jusqu'au milieu de E. Quant à la pointe F, on la plonge dans une petite cuvette remplie d'une matière colorante quelconque. Bientôt on voit celle-ci pénétrer dans le tube E; on le montre à l'auditoire en plaçant derrière cette région un écran blanc, une simple feuille de papier; il est séparé de l'eau par un index d'air.

CHAPITRE XVIII

RÉSULTATS OBTENUS.

Les graphiques que nous avons recueillis avec l'appareil

décrit plus haut sont très nombreux. Nous allons donner les résultats obtenus, en nous bornant aux principaux. Les figures que nous donnons représentent la feuille du cylindre fendue suivant une génératrice et étalée sur le papier (réduite par la photographie).

A. *Lupin blanc.*

a) Six graines du Lupin blanc intactes sont mises dans l'appareil et dans de l'eau pure. Aussitôt que l'appareil est mis en marche, on voit le flotteur et par suite la courbe (fig. 16, courbe pleine), s'élever rapidement. Au bout de 1^{h},9, l'ascension commence à être moins rapide. La courbe s'élève ainsi et atteint un point maximum au bout de 9^{h},16. La courbe décroît ensuite progressivement et atteint la ligne des abscisses au bout de 23^{h},10. Puis la ligne continue à descendre progressivement et devient sensiblement horizontale. Au bout de 11 jours cependant la courbe commence à se relever lentement.

Voici quelques-uns des changements de volume observés :

Nombre d'heures.	Millim. cubes.
1^{h},9^{m}	+ 115,80
9 ,16	+ 186,23
14 ,28	+ 96,65
23 ,10	0
30 ,15	— 77,20
68 ,20	— 135,10
236 ,20	— 154,40
264 ,25	— 145,75

b) Avec d'autres graines de Lupin placées dans les mêmes conditions, on obtient des courbes analogues, *en ce qui concerne leur allure générale*, c'est-à-dire une dilatation au début, puis une contraction. Mais les chiffres obtenus diffèrent d'une manière très sensible. Le temps pendant lesquel s'effectuent les différentes phases de la courbe sont variables, ainsi que les hauteurs de cette dernière.

c) En mettant trois graines de Lupin blanc dans de l'eau chloroformée, on obtient la courbe pointillée de la figure 16.

Comme on le voit, elle ne diffère de celle obtenue avec l'eau ordinaire que par ses dimensions, très variables dans tous

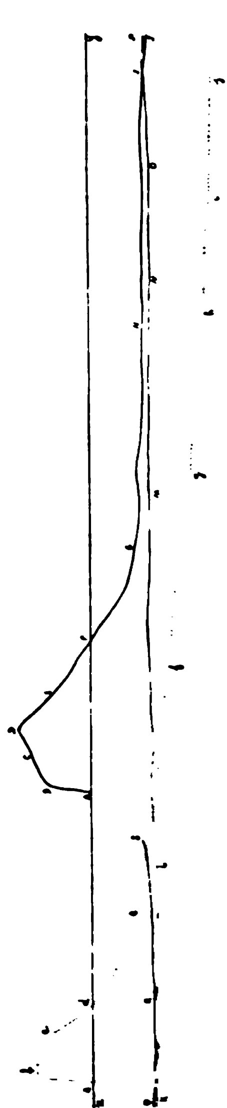


Fig. 16. — Lupin blanc. Graines entières. (Graphique fendu suivant une génératrice du cylindre et étalé.) — xy est une horizontale décrite en sept jours. La courbe pleine A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, N, O, P, Q, R, S est relative à six graines plongées dans l'eau pure. La courbe pointillée $a, b, c, d, e, f, g, h, i, j$ est relative à trois graines plongées dans l'eau chloroformée.

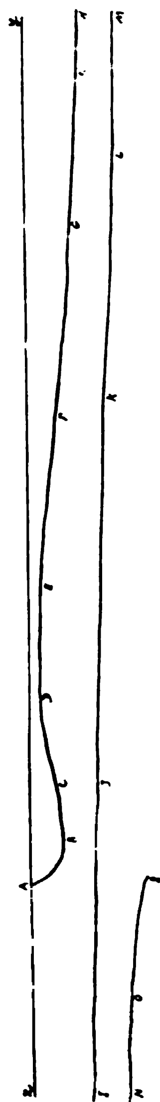


Fig. 17. — Lupin blanc. Dix embryons isolés. Eau ordinaire. (Graphique fendu suivant une génératrice du cylindre et étalé.) — xy est une horizontale décrite en vingt-quatre heures. — La courbe se lit en suivant l'ordre des lettres A, B, C, etc.

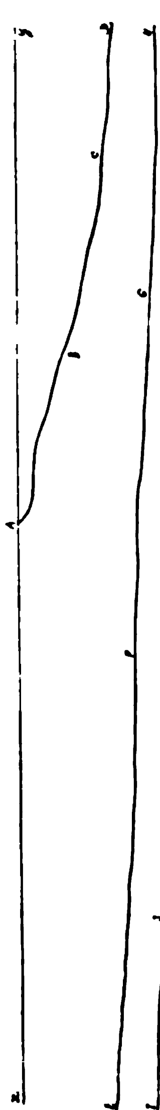


Fig. 18. — Lupin blanc. Embryons brisés en fragments. Eau ordinaire. (Graphique fendu suivant une génératrice du cylindre et étalé.) — xy est une horizontale directe en vingt-quatre heures. — La courbe se lit en suivant l'ordre des lettres A, B, C, etc.

les cas, comme nous venons de le dire. Nous n'avons représenté cette courbe qu'en partie. Comme dans les cas

précédents, il y a eu un léger relèvement de la courbe au bout d'une huitaine de jours.

d) Enlevons le tégument à des graines de Lupin et plongeons les embryons dans l'appareil. La courbe obtenue avec 10 embryons (fig. 17) montre qu'il n'y a pas dilatation, mais contraction, puis que la courbe tend à remonter, mais sans jamais atteindre l'horizontale passant par le volume initial.

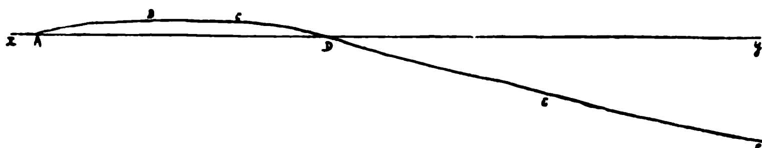


Fig. 19. — Lupin blanc. Onze graines vernissées. Eau ordinaire. (Graphique fendu suivant une génératrice du cylindre et étalé.) — xy est une horizontale décrite en seize heures. — La courbe se lit en suivant l'ordre des lettres A, B, C, etc.

Ensuite la courbe redescend et la contraction augmente. Il y a donc toujours contraction avec des embryons isolés. Le seul fait curieux à noter, c'est ce qu'on pourrait appeler la dilatation dans la contraction, dilatation qui se produit environ une heure après l'immersion. Cette petite dilatation n'est d'ailleurs pas constante ; elle manque souvent, sans qu'on puisse dire à quoi cela est dû.

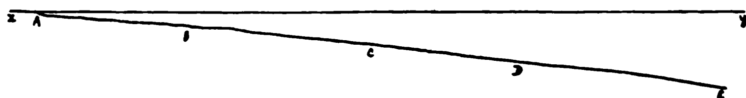


Fig. 20. — Lupin blanc. Graines enveloppées de cire. Eau ordinaire. (Graphique fendu suivant une génératrice du cylindre et étalé.) — yx est une horizontale décrite en seize heures. — La courbe se lit en suivant l'ordre des lettres A, B, C, etc.

e) En brisant les graines en fragments d'environ 1 ou 2 millimètres, on n'obtient jamais qu'une contraction, sans le phénomène parasite que nous venons d'indiquer (fig. 18).

f) Enveloppons 11 graines de Lupin blanc d'une mince couche d'un vernis peu résistant, par exemple le vernis au pinceau que l'on trouve dans le commerce. Détachons le vernis en un point. Le tégument s'imbibe plus lentement que dans le cas normal et finit par faire éclater la couche

de vernis qui s'oppose à la dilatation de la graine. On obtient la courbe de la figure 19. On voit que l'allure générale ne diffère pas de celle des graines normales, mais que la dilation est considérablement diminuée, du fait de la résistance qu'offre le vernis au plissement.

g) Enveloppons plusieurs graines de Lupin blanc d'une épaisse couche de cire et détruisons celle-ci en un point : nous ne permettons à l'eau de pénétrer que par cet orifice : les graines sont dans le cas des graines à tégument dur où l'eau ne pénètre que par le micropyle. On obtient la courbe de la figure 20. On voit que la dilatation est complètement supprimée et qu'il ne reste que la contraction.

B. *Fève des marais.*

D'un certain nombre d'essais préliminaires, j'avais cru devoir conclure, et nous verrons plus loin que c'est à cette idée que je me suis arrêté, que toutes les graines à téguments minces devaient présenter une dilatation. Or le cas de la Fève, d'après les chiffres de M. Leclerc du Sablon, m'embarraissait singulièrement. Voici en effet les chiffres donnés par cet auteur : t étant le temps d'immersion, V_1 le volume de la graine, V_2 la somme des volumes de la graine sèche et de l'eau absorbée, et d, la différence de ces deux volumes :

t heures.	V_1 cent. cubes.	V_2 cent. cubes.	d cent. cubes.
0	8,6	8,6	0
7	1,8	9,4	0,6
13	11,5	11,9	0,4
36	14	15,1	1,1
55	15,6	16,2	0,6
74	18	18,2	0,2
95	19,9	19,1	0,3

« On voit, dit-il, que la contraction passe par un maximum au bout de trente-six heures d'immersion et qu'elle devient ensuite nulle. Lorsque la germination commence, comme à la fin de l'expérience, dont les résultats sont consignés dans le tableau précédent, il y a une légère dilatation. »

Or, il suffit de regarder les courbes (fig. 21) que j'ai obtenues avec mon appareil pour voir qu'il y a au début de l'expérience une dilatation manifeste (1). Pour bien montrer ce fait j'ai représenté deux courbes, obtenues toutes deux avec 10 graines. La courbe pleine correspond à de petites Fèves, la courbe pointillée à des petites et des grosses Fèves mélangées. J'ai pris grand soin que les semences ne soient pas blessées et que leur gonflement se fasse d'une manière bien homogène. La température était de 9°.

Examinons spécialement la courbe pleine A, B, C, etc., qui se continue jusqu'à M, c'est-à-dire pendant quarante-huit heures. On voit cette courbe s'élever progressivement jusqu'en B, point culminant. A ce moment, c'est-à-dire environ 5 heures 20 après l'immersion, l'augmentation de volume

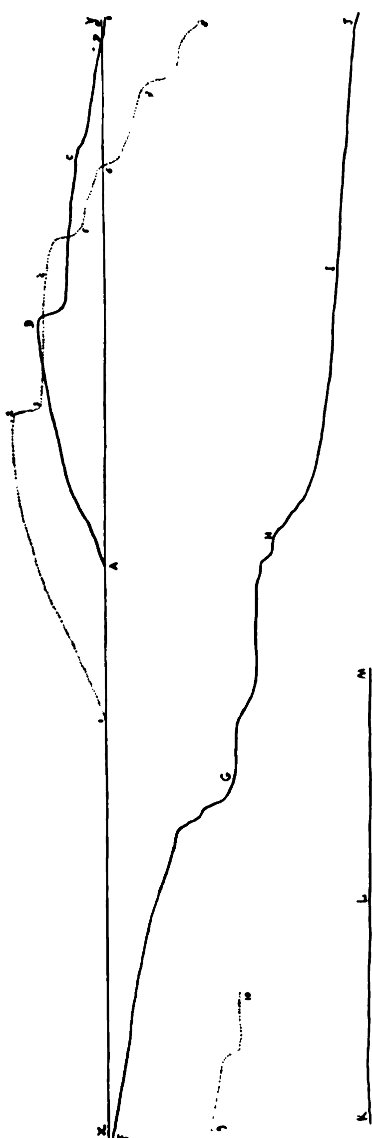


Fig. 21. — Fève des marais. Graines intactes. Eau chloroformée. — La courbe pleine est relative à dix Fèves petites. La courbe pointillée est relative à dix Fèves petites et grosses. (Graphique fendu suivant une génératrice du cylindre et étalé.) — xy est une horizontale décrite en vingt-quatre heures. — Les courbes se lisent en suivant les lettres A, B, C, etc., pour la courbe pleine, et les chiffres 1, 2, 3, etc., pour la courbe pointillée.

(1) Cette dilatation avait d'ailleurs été déjà constatée par Nobbe.

était de $173^{mm^3},7$. La courbe descend ensuite brusquement jusqu'en C, puis lentement jusqu'en D et arrive en D, c'est-à-dire que là, le volume de la graine humide est égal à celui de la graine sèche et de l'eau absorbée. Dans les deux expériences, ce moment arrive environ quinze heures après l'immersion.

Dès lors, la courbe passe au-dessous de l'horizontale, c'est-à-dire qu'il y a contraction, phénomène qui dure et qui augmente très vite, au début, plus lentement à la fin.

Un fait curieux dans la courbe que donne la Fève, ce sont ces abaissements rapides qui sont si visibles et dont je n'ai pas pu savoir la cause.

Je dois aussi noter qu'au moment où la courbe pointillée prend fin, c'est-à-dire en 10, j'ai trouvé de l'eau sous les téguments encore plissés et que les graines ouvertes sous l'eau laissaient échapper des gaz.

C. *Haricot.*

Chez les différentes espèces et variétés de Haricots, la courbe est la même que celle du Lupin, avec cette seule différence que l'ascension de la courbe au début se fait plus lentement que dans le Lupin.

Mais le fait à noter ici c'est la très grande variabilité dans les résultats obtenus, quant à la hauteur de la courbe, variabilité qui est beaucoup plus grande que celle des autres graines que j'ai envisagées. Avec des graines aussi identiques que possible à la vue, on obtient des courbes d'élévation qui varient du simple au triple et même au quadruple. Si l'on se demande à quoi peuvent être dues des différences aussi considérables, on ne tarde pas à être amené à en chercher la cause dans le plissement des graines plongées dans l'eau. Cette idée préconçue nous a amené à des résultats intéressants. En effet, en mettant des Haricots dans l'eau, on voit que la zone qui se plisse est plus ou moins étendue suivant les individus considérés. Chez les uns, elle se réduit à une surface d'un millimètre carré, tandis que,

chez les autres, elle occupe tout le pourtour de la graine et, chez d'autres même, elle envahit toute la surface. En cherchant à quoi sont dues ces différences, on voit que, chez les Haricots, le tégument adhère toujours sur une plus ou moins grande surface aux cotylédons : ce n'est que dans les zones où il n'y a pas adhérence que se produit le plissement. En regardant les graines sèches, il est impossible de savoir si ces différences existent et il est nécessaire pour s'en rendre compte, de plonger les graines dans l'eau. Dans notre grand appareil, il est impossible de tirer des conclusions certaines, car, sur les 5 à 10 graines que l'on emploie, les unes se plissent beaucoup, et les autres peu.

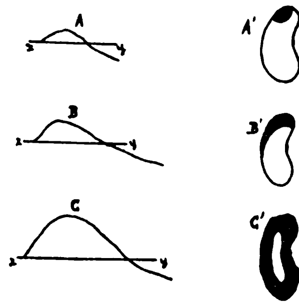


Fig. 22. — Haricot blanc. — A, B, C, graphiques obtenus avec les haricots A' B' C' (début de l'imbibition), où la zone plissée est couverte de hachures. *xy* est une horizontale.

Aussi, pour analyser le phénomène de plus près, me suis-je servi d'un petit appareil analogue à celui de la figure 13, mais où le tube manométrique était presque capillaire. On ne pouvait pas, bien entendu, employer de flotteur, mais une règle divisée en millimètres indiquaient les déplacements de mercure. Il était ensuite facile de tracer la courbe du phénomène. Grâce à la finesse du tube manométrique, les déplacements de la colonne mercurielle étaient considérables. On pouvait par suite opérer avec *une seule* graine et noter en même temps la manière dont celle-ci se plissait.

J'ai obtenu ainsi des résultats fort intéressants qui peuvent se résumer en ceci : *La hauteur de la colonne de mercure soulevée, c'est-à-dire la dilatation, est d'autant plus grande que la surface plissée l'est plus.* Je représente (fig. 22) trois de ces courbes obtenues, avec, à côté d'elles des schémas représentant, sur des Haricots, la zone qui s'était plissée.

Il est même arrivé des cas, mais ceux-là tout à fait exceptionnels, où il n'y a pas eu de dilatation. Mais, c'est là une exception qui confirme la règle, puisque chaque fois que ce résultat a été obtenu, les graines ne s'étaient pas plissées: c'étaient des graines où le tégument était adhérent par toute sa surface à l'embryon.

D. *Pois*.

Les graines de Pois sont de très mauvais types pour étudier le gonflement, car elles ne se plissent que fort peu, et, d'autre part, le nombre des graines blessées est extrêmement considérable. Par un hasard singulier, mais qui

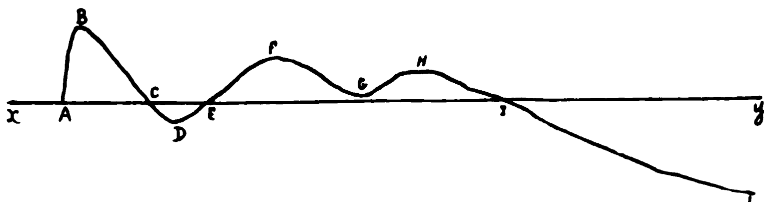


Fig. 23. — Pois gris de printemps. Quarante graines intactes. Eau ordinaire. (Graphique fendu suivant une génératrice du cylindre et étalé.) — *xy* est une horizontale décrite en six jours. — La courbe se lit en suivant l'ordre des lettres A, B, C, etc.

s'explique cependant si l'on remarque que, dans les laboratoires, on a presque toujours des Pois à sa disposition, c'est à ces graines que beaucoup d'auteurs se sont adressés pour étudier le phénomène qui nous intéresse. Hales avait déjà noté que lorsqu'on met de l'eau et des Pois dans un récipient complètement plein, tantôt l'eau déborde, tantôt ne déborde pas. M. Leclerc du Sablon note des variations tout aussi considérables. Quant à M. Detmer il donne des chiffres qui ne paraissent guère plus concluants.

a) Or, en recommençant souvent des expériences, on arrive à obtenir que les graines se gonflent toutes en même temps. On obtient ainsi, avec des Pois gris de printemps, la courbe de la figure 23 qui représente la courbe normale de gonflement. La courbe a été obtenue avec 40 graines et

de l'eau ordinaire. On voit qu'après la première phase du gonflement, la courbe présente deux élévations et deux abaissements successifs avant de passer de nouveau au-dessous de l'horizontale et cette fois d'y rester.

b) En mettant des graines dans de l'eau chloroformée,

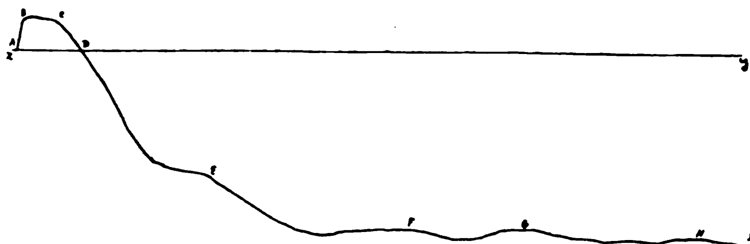


Fig. 24. — Pois gris de printemps. Trente graines intactes. Eau chloroformée. (Graphique fendu suivant une génératrice du cylindre et étalé.) —*xy* est une horizontale décrite en cinq jours. — La courbe se lit en suivant les lettres A, B, C, etc.

on obtient la courbe de la figure 24. Comme on le voit, les deux élévations et abaissements que nous venons de signaler ont disparu : ce sont des phénomènes physiologiques dont nous n'avons pas à nous occuper. La courbe des phénomènes physiques est donc la même que celle du Lupin.

c) Quand sur 40 graines, 2 ou 3 sont blessées, la courbe de dilatation diminue.

d) Quand 4 ou 5 graines, sur 40 sont blessées, la courbe de dilatation est à peine visible.

e) Quand il y a plus de 5 graines blessées, la dilatation disparaît complètement ; il n'y a plus qu'une contraction.

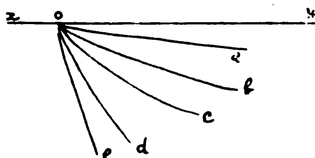


Fig. 25. — Courbe montrant le début de la contraction avec 3 gramines de Pois, coupées en deux (*a*), en quatre (*b*), en huit (*c*), en onze (*d*), et pulvérisées (*e*). — *xy* est une horizontale. — Ces courbes ont été obtenues séparément. Sur le dessin on les a toutes reportées à partir du point O.

f) On voit par ces trois expériences combien l'intégrité du tégument est importante. En nous servant de l'appareil décrit à propos des Haricots, avec un tube encore plus fin, nous avons pu opérer avec une seule graine. Nous

avons vu ainsi qu'il y avait toujours dilatation avec une graine indemne et toujours contraction avec une graine blessée.

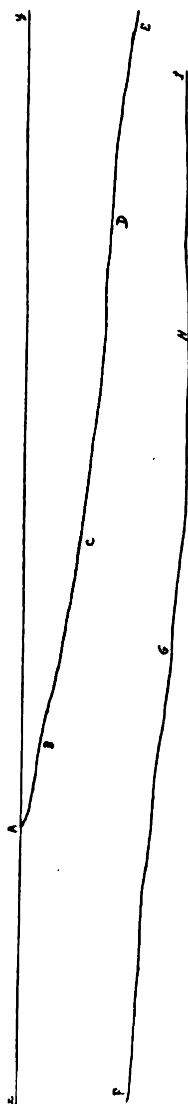


Fig. 26. — Maïs. Six caryopses intacts. Eau ordinaire. (Graphique fendu suivant une génératrice du cylindre et étalé.) — *xy* est une horizontale décrite en sept jours. — La courbe se lit en suivant les lettres A, B, C, etc.

g) Les courbes de la figure 25 sont fort intéressantes. Elles représentent le début de la contraction avec des graines coupées en 2 (*a*), en 4 (*b*), en 8 (*c*), en 11 (*d*) et pulvérisées (*e*).

On voit que la contraction est d'autant plus rapide que l'état de division de la graine est plus fort, c'est-à-dire que l'eau est plus vite en contact avec les matières de réserve.

E. *Colza*.

Très légère dilatation, puis contraction.

F. *Lentille*.

Légère dilatation, puis contraction. La dilatation est fort difficile à constater en raison des blessures que présentent presque tous les téguments.

G. *Maïs*.

Avec le Maïs (fig. 26), on n'obtient jamais trace de dilatation. La contraction commence aussitôt après l'immersion. Elle se produit sans différences importantes avec de l'eau ordinaire et de l'eau chloroformée. Elle est plus rapide si les graines sont blessées.

H. *Blé, Orge, Soleil, Lin, Courge, Ricin.*

Avec les caryopses de Blé et d'Orge, les graines à téguments durs de Ricin et de Courge, les graines à téguments gélifiables de Lin, les akènes de Soleil, il y a toujours contraction, jamais de dilatation.

CHAPITRE XIX

SYNTHÈSE DES RÉSULTATS OBTENUS.

Avant de faire la synthèse des résultats obtenus dans l'étude des variations de volume relatives des graines plongées dans l'eau, il est nécessaire de faire une remarque.

En plongeant des graines dans l'eau, on se met dans des conditions qui ne se trouvent pas réalisées dans la nature. Il y a donc lieu de se demander si les phénomènes que nous avons examinés sont bien naturels ou si ce sont de simples « curiosités ».

Pour le savoir nous avons mesuré le volume et le poids de quelques graines et nous les avons mises dans de la terre humide. Au bout d'un certain temps nous les avons retirées de la terre et nous avons mesuré de nouveau leur volume et leur poids.

Nous avons ainsi constaté des phénomènes exactement semblables à ceux obtenus plus haut, c'est-à-dire une dilatation, puis une contraction chez le Lupin, une simple contraction chez le Maïs.

Le paradoxe du gonflement des graines est donc un phénomène qui se passe dans la nature.

Si nous envisageons maintenant d'une manière générale les résultats obtenus, nous obtenons quatre lois qui ne souffrent aucune exception, à la condition de n'envisager que des graines absolument saines :

1° *Chez toutes les graines à tégument dur, il y a contraction du volume total des graines et de l'eau absorbée* (Ex. : Ricin).

2° *Chez toutes les graines où le tégument est adhérent à l'albumen ou à l'embryon, il y a contraction* (Ex. : Maïs).

3° *Chez toutes les graines enfermées dans un akène, il y a contraction* (Ex. : Soleil).

4° *Chez toutes les graines qui possèdent un tégument mince et qui se plissent, il y a d'abord une dilatation, puis une contraction* (1) (Ex. : Lupin).

Or, même en n'envisageant que ces quatre conclusions, nous sommes amenés naturellement à voir une concordance remarquable entre la nature du tégument et les changements de volume :

1° *Il y a toujours chez les graines, plus ou moins tard, suivant les graines, une contraction.*

2° *Cette contraction est précédée d'une dilatation seulement dans le cas où le tégument est mince et n'adhère pas à l'amande, c'est-dire chez les graines où le tégument se plisse.*

Causes de la contraction. — La contraction est le phénomène le plus général de gonflement des graines. L'explication de la contraction ne souffre aucune difficulté : *elle est produite par la contraction qui accompagne la combinaison chimique des matières de réserve avec l'eau.*

On constate en effet une pareille contraction en prenant pour point de départ les matières de réserve elles-mêmes, amidon, gomme, caséine, aleurone, etc.

Les mélanges d'eau et des matières de réserve montrent une augmentation de chaleur, comme celles des graines plongées dans l'eau.

Nous avons vu (Pois. Exp. *g*) que la contraction se produit d'autant plus vite que l'embryon est brisé en fragments plus petits, c'est-à-dire d'autant plus que la combinaison a des raisons de se faire plus rapidement.

Elle a seule raison de se produire avec des graines à tégu-

(1) Nous laissons de côté la dilatation qui se produit quelquefois au bout de plusieurs jours et qui est due à des phénomènes complexes, dus à l'action de l'eau sur les matières de réserve et qui exigerait, pour être étudiée avec soin, un mémoire spécial.

ment dur, où l'eau pénètre lentement par le hile et se combine avec les matières de réserve. De même pour les caryopses.

La contraction résulte donc le plus souvent de la combinaison de l'eau et des matières de réserve.

Elle est aussi quelquefois due en outre à la dissolution des gaz des téguments lacuneux par l'eau qui y pénètre : c'est ce qui a lieu par exemple pour la Courge et la plupart des akènes.

CAUSES DE LA DILATATION. — Si l'explication de la contraction ne souffre aucune difficulté, il n'en est pas de même de la dilatation. A cet égard cependant nos expériences nous paraissent concluantes.

Comme nous l'avons dit plus haut, il y a un rapport étroit, indispensable, entre la dilatation et le plissement : c'est là, selon nous, qu'est le nœud de la question.

Envisageons en effet ce qui se passe dans une graine, à tégument mince et non adhérent, plongée dans l'eau. Celle-ci, comme plusieurs auteurs l'ont démontré, ne s'introduit pas seulement par le hile, mais par toute la surface du tégument. Aussi qu'arrive-t-il ?

Le tégument s'imbibe rapidement et augmente immédiatement de volume. Par suite, il se plisse et s'éloigne de l'amande qui ne peut le suivre dans ce mouvement. Il en résulte, comme nous l'avons vu dans le chapitre Ier, des vides au-dessous des plissements, vides où les gaz contenus entre le tégument et l'amande se trouvent raréfiés : c'est à ce fait qu'est due l'augmentation de volume de la graine.

Pour combler les vides ainsi produits, une partie des gaz de l'amande, soumis à une tension négative, se dégagent et viennent les combler en partie, d'où une nouvelle cause d'augmentation de volume.

Quand le plissement est à son maximum ou même un peu avant, l'eau passe directement des points du tégument qui touchent à l'amande, à celle-ci ; là, il se produit une combinaison, une contraction ; la courbe d'inscription

descend et dès lors la contraction ne fait qu'augmenter.

Cette théorie s'accorde en tous points avec les faits que nous avons mis en lumière.

Si, en effet, le tégument est blessé, l'eau se combine directement avec les matières de réserve et le tégument ne se plisse pas : il y a contraction (Pois. Exp. *f*). C'est à ce fait qu'il faut attribuer les erreurs de certains auteurs qui prenaient des graines telles quelles dans un paquet et les mettaient ainsi dans un appareil quelconque : certaines d'entre elles présentaient bien une dilatation, mais celles qui avaient le tégument blessé présentaient une contraction qui non seulement neutralisait la dilatation, mais la dépassait même en valeur; de sorte qu'au total, ils trouvaient une contraction, alors que normalement, ils auraient dû trouver une dilatation.

Le rapport entre la dilatation et le plissement est bien montré par notre expérience, faite avec des Haricots et qui prouve que la dilatation est d'autant plus considérable que la surface du plissement est plus large.

Ainsi envisagé, le phénomène de plissement est purement physique. Et, en effet, nous avons constaté (Lupin. Exp. *c*), qu'il n'était nullement troublé en se servant de graines vivantes, mortes ou endormies.

D'ailleurs, il est facile d'empêcher la dilatation en empêchant le plissement, ainsi que le montre l'expérience *g* (Lupin). Dans celle-ci, nous avons transformé une graine de Lupin à graine à tégument dur, où l'eau ne peut pénétrer que par un point, un micropyle artificiel. Aussi qu'est-il arrivé ? Nous n'avons pas eu de dilatation, mais une simple contraction, comme dans les graines à tégument naturellement dur. La dilatation peut d'ailleurs (expérience *f*, Lupin) être simplement diminuée, par un durcissement artificiel moins grand du tégument.

Mais ce n'est pas tout. On peut ajouter d'autres faits non moins probants à ceux que nous avons déjà exposés, ainsi qu'on va le voir dans les chapitres suivants.

CHAPITRE XX

SUR LA RARÉFACTION DE L'ATMOSPHÈRE INTÉRIEURE DES GRAINES QUI SE GONFLENT.

On peut démontrer la raréfaction de l'air contenu entre l'amande et le tégument quand celui-ci se dilate par suite de l'imbibition de l'eau. J'ai employé à cet effet un appareil très simple à construire.

La graine dont je me suis servi est celle du *Canavalia ensiformis*, sorte de gros Haricot des Antilles. J'ai choisi cette graine parce que le phénomène morphologique du gonflement est très net et très puissant. A l'un des sommets, je perce un petit orifice arrondi d'environ un millimètre et demi de diamètre. Ce trou intéresse seulement le tégument et non l'amande.

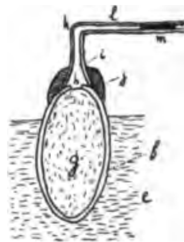


Fig. 27.— Coupe théorique du dispositif destiné à montrer la raréfaction de l'atmosphère intérieure des graines qui se gonflent. — *e*, eau ; *f*, tégument de la graine ; *g*, amande de la graine ; *h*, partie évasée du tube ; *j*, cire molle ; *ikl*, tube capillaire ; *m*, index de mercure.

D'autre part, je prends un tube de verre ordinaire dont je fonds le milieu à la lampe et que j'étire ensuite de manière à avoir une longueur d'environ 60 centimètres. Je coupe la partie effilée au milieu. J'ai ainsi un tube de très mince diamètre (environ 1 millimètre) qui est encore attaché au restant du tube. Je coupe celui-ci avec soin de manière que le petit tube possède à son extrémité une forme évasée (fig. 27).

Ceci étant fait, je courbe le tube à angle droit à environ 3 centimètres de la partie évasée.

En aspirant dans un bain de mercure, je loge dans la branche horizontale un petit index de mercure et je m'arrange pour que celui-ci occupe à peu près le milieu du tube.

C'est alors que j'applique l'extrémité évasée sur l'orifice pratiqué à la graine et que j'entoure cette extrémité de cire

molle (et non de cire à cacheter qui se fendille trop facilement). J'étale ensuite celle-ci sur le sommet de la graine. Pour que l'adhérence soit parfaite, j'étale les bords avec un petit scalpel légèrement chauffé. Il est bon pendant cette opération de ne pas frotter le reste de la graine avec les doigts qui ont touché la cire molle : la très faible quantité de cire molle que l'on dépose ainsi sans le savoir à la surface du tégument suffit à empêcher l'imbibition.

Quand l'opération est terminée, l'espace intercotylédono-tégumentaire ne communique plus qu'avec la cavité du tube et non avec le dehors. On s'assure qu'on est arrivé à ce résultat quand, en inclinant le tube, soit dans un sens, soit dans un autre, l'index ne bouge pas de place.

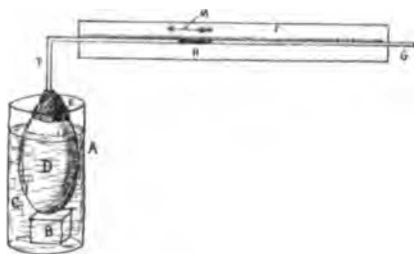


Fig. 28. — Dispositif pour montrer la raréfaction de l'atmosphère intérieure d'une graine pendant l'imbibition. — A, vase ; B, support soutenant la graine ; C, eau ; D, graine ; E, cire ; F, branche verticale du tube ; G, branche horizontale du tube ; H, index de mercure ; I, bande de papier ; M, indique la direction du déplacement de l'index H.

Après avoir collé (fig. 28) sur le tube horizontal une feuille de papier portant des divisions très rapprochées, je plonge la graine dans de l'eau. Elle ne doit plonger que jusqu'à 2 millimètres environ au-dessous de la cire molle. Sans cette précaution, le tégument se dilate tout près de celle-ci, la cire se décolle et l'eau pénètre dans le tube. Au contraire si la graine ne plonge que dans sa région non cirée, le tégument se dilate tout à son aise, au moins pendant tout le début de l'expérience.

L'expérience étant ainsi disposée et, presque tout de suite après, on voit l'index se rapprocher lentement de l'extrémité coudée du tube, c'est-à-dire vers la graine, indiquant ainsi nettement que l'atmosphère intérieure de la graine se raréfie (1).

(1) Comme la capillarité entrave quelquefois la marche de l'index, il

L'appareil que je viens de décrire n'est destiné qu'à *montrer* le fait de la raréfaction de l'air et non à la mesurer. Rien ne serait plus facile cependant que de le faire en calculant les déplacements de l'index; je ne l'ai pas fait, car les résultats obtenus ne seraient pas intéressants, vu qu'une partie seulement de la graine plonge dans l'eau, ce qui n'est pas une condition normale. D'autre part, il n'est pas possible de suivre l'expérience pendant longtemps, car, à la longue, la dilatation du tégument finit par gagner la région située au-dessous de la cire et à décoller celle-ci.

Le volume de cet appareil étant très petit, on peut fort bien le projeter tout entier dans un cours public, mais il faut se hâter, car, à peine la graine est-elle plongée dans l'eau, que les déplacements de l'index sont très rapides.

On peut aussi quelquefois constater les mêmes faits d'une manière plus simple, mais, il est vrai, moins probante. Il faut pour cela choisir une graine de Lupin *bien plissée*. En portant son attention sur un pli, on pique la graine en un autre point à l'aide d'une épingle ou d'un scalpel : aussitôt on voit le pli s'élargir, s'étaler, montrant ainsi que l'air atmosphérique a pénétré sous le tégument.

Nous concluons donc que :

Chez les graines qui se plissent, l'atmosphère intérieure, au début de l'imbibition, se raréfie par suite de l'extension du tégument.

CHAPITRE XXI

DES GAZ LIBRES DANS LES GRAINES QUI SE GONFLENT.

Lorsque le tégument s'imbibe d'eau, il s'éloigne comme nous l'avons vu de l'amande. Il se forme au-dessous de lui un vide partiel, une raréfaction des gaz contenus entre le

suffit de donner de petits coups à la table qui supporte l'appareil, pour le faire marcher. — Quand la raréfaction se produit, il est facile de démontrer que la cavité du tube communique bien avec l'intérieur de la graine : en pressant celle-ci entre les doigts on refoule l'index vers l'extrémité ouverte du tube.

tégument et l'amande. On comprend qu'au début le tégument peut résister à la faible pression qui pèse sur lui. Mais il est évident que la dilatation continuant sans que l'eau pénètre aussi, le tégument ne pourrait vaincre la pression extérieure. *A priori* donc, on peut dire que l'espace qui augmente constamment entre les cotylédons et le tégument se remplit de gaz venant des gaz internes de l'amande. Pour vérifier cette idée préconçue, il y avait un moyen simple de le savoir : c'était de mesurer la quantité totale de ces gaz libres dans les graines. Voici le dispositif que nous avons adopté :

Une éprouvette graduée, de très faible calibre, est remplie d'eau et repose sur la cuve à eau. Remarquons à ce propos qu'on ne peut malheureusement pas employer la cuve à mercure, car il est nécessaire de *voir* ce que l'on fait. Au-dessous de l'orifice de l'éprouvette, on dispose un entonnoir très évasé, plongeant tout entier dans l'eau et dont la partie effilée pénètre dans l'éprouvette.

Ceci étant fait, on prend une graine, de Lupin je suppose, on la plonge dans l'eau et en la frottant avec les doigts, on enlève tout l'air extérieur qui peut être retenu à la surface. Quand cela est terminé, la prenant de la main gauche, on la place au-dessous de l'entonnoir. Avec une pince coupante que tient la main droite, on pratique une entaille dans la graine : aussitôt, on voit se dégager de petites bulles de gaz qui montent dans l'éprouvette. On pratique ensuite une deuxième entaille, puis une troisième, de manière à faire partir tous les gaz libres. On isole ainsi le tégument qu'il faut avoir soin de presser dans tous les sens, de frotter avec les doigts, pour enlever toutes les traces de gaz qui peuvent y rester attachées. En recommençant ainsi un grand nombre de fois, autant que possible avec des graines de même grosseur, on a une quantité suffisamment grande de gaz pour pouvoir en mesurer le volume, grâce à la graduation de l'éprouvette.

On répète exactement la même opération avec des graines plongées dans l'eau depuis des temps divers.

Les résultats que l'on obtient sont très nets.

Voici les chiffres que nous avons obtenus avec des graines de Lupin *sèches :*

	Volume du gaz en centimètres cubes.
30 graines	0,5
40 —	0,6
40 —	0,55

Les différences, en somme très minimes, que l'on observe tiennent à la différence de volume des graines, les petites contenant moins de gaz que les grosses.

En prenant la moyenne des résultats, on trouve $0^{cm^3},65$ de gaz pour 40 graines sèches.

Or, avec des graines plissées plongées dans l'eau depuis $1^h,15'$, on trouve que 40 graines contiennent $0^{cm^3},8$ de gaz, chiffre notablement supérieur à celui des graines sèches.

Avec 40 graines plissées, plongées dans l'eau depuis $2^h,15'$, on trouve $0^{cm^3},75$ de gaz.

Ces nombres ne sont évidemment pas absolus, car il y a, dans les expériences, de petites causes d'erreur. C'est ainsi que, malgré le très grand soin que j'ai pris, il reste cependant des traces de gaz adhérent aux cotylédons ou au tégument. D'autre part, pendant l'ascension des bulles, ainsi que, dans le gaz arrivé au sommet de l'éprouvette, une faible quantité se dissout dans l'eau. Mais ce sont là des points presque théoriques et qui ne peuvent fausser notablement les résultats (1), car ils se présentent d'une manière à peu près identique dans les diverses expériences : les chiffres relatifs sont donc exacts: ce sont les seuls qui nous intéressent.

Reste à savoir maintenant d'où proviennent les gaz en question. Viennent-ils de l'eau ambiante ou de l'embryon? Rien n'est plus facile que de répondre à cette question. En met-

(1) D'autant plus que les différences provenant des variations individuelles des graines sont beaucoup plus considérables que celles qui proviennent de ces causes d'erreur.

tant des graines dans de l'eau privée de gaz, par l'ébullition, on observe la même augmentation de gaz au-dessous du tégument. Ces gaz ne peuvent donc provenir que de l'amande.

Nous conclurons donc que, *chez les graines déjà plissées depuis un certain temps, il semble y avoir apparition entre l'amande et le tégument de gaz qui se sont dégagés de l'embryon par suite de la raréfaction produite par la dilatation du tégument.*

Pour terminer ce chapitre je donne ci-après les résultats d'un certain nombre d'analyses des gaz contenus dans les graines, analyses que j'ai faites à l'aide de l'appareil si pratique de MM. Bonnier et Mangin :

a. Gaz contenu à l'intérieur de graines de *Lupin blanc* plongées dans l'eau ordinaire depuis vingt-deux heures :

CO^2	3,4
O	3,4
Az	93,2

b. Gaz contenu à l'intérieur de graines sèches de *Lupin blanc :*

CO^2	0
O	21
Az	79

c. Gaz contenu à l'intérieur de graines de *Lupin blanc* plongées dans de l'eau chloroformée depuis vingt-quatre heures :

CO^2	0
O	3,8
Az	96,2

d. Gaz contenu à l'intérieur de graines sèches de *Fève*, où il est très abondant, surtout dans le voisinage de la région hilo-micropylaire :

CO^2	traces.
O	19,4
Az	80,6

Avec des graines provenant d'un autre paquet, plus ancien, j'ai trouvé :

CO^2	8
O	14,81
Az	77,19

e. Gaz contenu à l'intérieur d'akènes secs de *Grand Soleil :*

CO^2	5,69
O	10,89
Az	83,42

f. Gaz contenu à l'intérieur de graines de *Lupin bleu* mises dans l'eau ordinaire depuis deux heures :

CO^2	0
O	23
Az	77

g. Gaz contenu à l'intérieur d'akènes de *Chanvre* secs :

CO^2	5,1
O	7,69
Az	87,21

h. Gaz contenu à l'intérieur de *Haricots* secs :

CO^2	3,06
O	16,7
Az	80,24

i. Gaz contenu à l'intérieur de graines de *Fève* plongées dans l'eau chloroformée depuis vingt-quatre heures :

CO^2	5,8
O	4,65
Az	89,55

Dans une autre analyse j'ai trouvé :

CO^2	5,34
O	5,57
Az	89,09

j. Gaz contenu à l'intérieur de graines de *Fève* plongées dans l'eau chloroformée depuis quarante-huit heures :

CO^2	2,7
O	2,7
Az	97,6

On voit que *le gaz contenu dans les graines a*, A PEU PRÈS, *la composition de l'air atmosphérique, dont l'oxygène aurait été plus ou moins brûlé et transformé en acide carbonique*. Les différences que l'on observe dans les graines plongées dans l'eau, tiennent à ce qu'une partie des gaz se dissout dans le liquide.

CHAPITRE XXII

INFLUENCE DE LA PRESSION SUR LE PLISSEMENT DES GRAINES.

Les raisons qui m'ont fait étudier l'influence de la pression atmosphérique sur le plissement des graines ont été les suivantes : Comme nous l'avons démontré dans les pages précédentes le tégument, en s'imbibant d'eau, qui s'éloigne de la graine, crée au-dessous de lui un espace qui n'est pas à la pression atmosphérique, mais à une pression moindre; il est donc obligé d'effectuer un certain travail, de vaincre la pression atmosphérique qui tend à l'appliquer contre les cotylédons. Mais si ce que nous disons est juste, il doit exister une certaine limite à cette force. Faisons donc augmenter la pression atmosphérique pour voir comment se comporte le plissement.

L'appareil dont je me suis servi est celui qui a été imaginé par M. G. Philippon (1) pour étudier l'influence de l'air comprimé et de sa décompression brusque sur les animaux. Il se compose essentiellement de deux parties : 1° d'une pompe aspirante et foulante de Golaz; 2° d'une éprouvette de verre mastiquée à un manchon métallique, sur lequel peut fortement se visser, au moyen de deux clefs à main, une pièce de bronze creusée d'un canal à robinet; ce dernier canal lui-même se visse au tube de refoulement de la pompe; un manomètre communique avec l'intérieur de l'éprouvette. Grâce à ce dispositif, en mettant dans celle-ci de l'eau et

(1) G. Philippon, *Effets produits sur les animaux par la compression et la décompression*. Thèse Paris, 1894.

des graines, on peut suivre toutes les phases du plissement. D'autres graines sont placées dans l'eau à la pression atmosphérique; elles permettent de voir la différence des deux phénomènes.

Des graines de Lupin blanc sont pesées. On mesure leur volume. On effectue une pression de cinq atmosphères. L'expérience est commencée à 1 h. 55 m.

	GRAINES COMPRIMÉES (P = 5)	GRAINES TÉMOINS (P = 1)
2h,10m	Léger plissement sur le bord mince des graines.	Graines toutes plissées.
2h,20m	Plissement augmente et fait les deux tiers du tour des graines. Le plissement est pincé, il est formé par l'accolement des deux parois du tégument.	Graines très plissées.
2h,53m	Plissement fait tout le tour des graines (fig. 29). Tégument opaque.	Graines très plissées. Tégument opaque.
3h,5m	Le plissement reste tel quel jusqu'à la fin de l'expérience. Il n'y a pas trace de plissement sur les deux faces. Le tégument devient translucide.	Graines très plissées. Tégument opaque.
3h,20m	Toujours le même plissement. Tégument encore plus translucide; il est étroitement collé sur l'embryon. L'embryon devient manifestement plus volumineux que celui des graines témoins.	Plissements deviennent un peu plus lâches, plus étalés. Tégument devient légèrement translucide. Les embryons ne sont guère plus volumineux qu'au début de l'expérience.

A 3 h. 30 m., on sort les graines de l'appareil. En les coupant, on voit qu'il n'y a aucun espace vide entre le tégument et l'amande (fig. 29). La partie plissée est formée du

tégument replié et étroitement collé à lui-même : ce plissement, ou mieux ce « pincement » n'est donc pas comparable à celui qui s'opère à la pression atmosphérique et que nous avons décrit dans le chapitre I[er]. Quant à l'embryon, comme l'indique la coloration foncée de sa zone périphérique, il a absorbé une grande quantité d'eau.

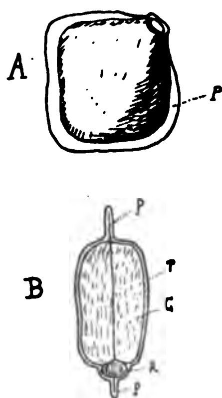


Fig. 29. — Lupin blanc. — A, graine plongée depuis 2 h. 53 m. dans l'eau à la pression de 5 atmosphères. P, pli marginal. — B. Coupe de la même graine. P, pli; T, tégument; C, cotylédon; R, radicule.

Au contraire, dans les graines témoins, le tégument forme une large cavité où ballotte librement l'embryon.

Comme on le voit, le tégument, en absorbant de l'eau, a effectué une tentative de plissement qui, si j'ose m'exprimer ainsi, a échoué. Bien que se plissant un peu, il n'a pu créer de vide au-dessous de lui.

A la fin de l'expérience, on mesure de nouveau le poids et le volume des graines. En comparant ces chiffres à ceux fournis au début, on constate que le volume dont a augmenté les graines est inférieur à celui de l'eau qui a pénétré : il n'y a jamais de dilatation, mais toujours une contraction, comme chez les graines à tégument dur ou adhérent.

En mettant des graines de Lupin dans le même appareil, à la pression de 9 atmosphères, on constate des phénomènes absolument semblables.

Comme on le voit, *si la pression extérieure est forte, les graines ne se plissent pas de la même façon qu'à la pression atmosphérique : il n'y a pas dilatation au début de l'expérience, mais contraction.*

CHAPITRE XXIII

PRESSION EXERCÉE PAR DES GRAINES QUI SE GONFLENT.

C'est un fait bien connu que les graines qui se gonflent exercent, sur les parois du vase qui les contient, une pression

considérable. C'est en se basant sur ces faits que, pour désarticuler les os d'un crâne, on met dans celui-ci des Haricots et que l'on plonge le tout dans l'eau. C'est aussi pour la même raison, que, dans les navires, on ne met pas le Blé à fond de cale. Dans ce dernier cas, en effet, les graines en se gonflant par suite de l'infiltration de l'eau peuvent faire éclater le navire.

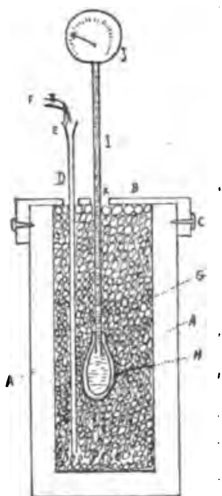


Fig. 30. — Schéma de l'appareil de M. Gréhant. — A, marmite de fer; B, couvercle; C, vis fixant le couvercle à la marmite; D, tube conduisant l'eau jusqu'au fond de la marmite; E, petit entonnoir; F, robinet amenant l'eau; G, graines; H, poire de caoutchouc; I, tube rempli d'eau; J, manomètre; K, trou.

Quelques-uns des auteurs qui se sont occupés de cette action des graines, ont fait une confusion regrettable sur laquelle il est important d'appeler l'attention. Ils se sont imaginé, en effet, que la pression qu'exercent les graines provient du phénomène que nous avons étudié dans les chapitres précédents, c'est-à-dire de la dilatation qui se manifeste chez certaines d'entre elles quand elles se gonflent. Pour faire tomber cette hypothèse à néant, il suffit de remarquer que la même pression se produit aussi bien avec des graines où il y a une contraction que chez celles où il y a une dilatation. Non, la pression qu'exercent les graines qui se gonflent provient de leur grande affinité pour l'eau, attraction qui leur permet de vaincre la pression extérieure pour l'absorber. Dans l'expérience du crâne, par exemple, les graines attirent l'eau extérieure qui pénètre par les orifices de la boîte crânienne et l'accumulent dans leurs tissus. C'est un phénomène qui n'est pas particulier aux graines, mais commun à tous les corps avides d'eau, comme les éponges ou les morceaux de Laminaire dont on se sert pour dilater le col de l'utérus.

M. Leclerc du Sablon (1) a cherché à mesurer ce qu'il

(1) *Soc. bot. de France*, 6 avril 1889.

appelle cette force d'aspiration, au moyen d'une poire en caoutchouc remplie d'eau et de graines mise en rapport avec un tube où du mercure est aspiré.

M. Gréhant (1) a aussi cherché à mesurer cette pression à l'aide (fig. 30) d'une marmite très épaisse d'une capacité de 800 centimètres cubes et fermée par un couvercle de fer solidement vissé. Ce couvercle est percé de deux trous : dans l'un passe un tube de cuivre, dans l'autre un autre tube terminé en haut par un manomètre et en bas par une ampoule de caoutchouc qui plonge au milieu des graines. Par le premier tube on fait arriver de l'eau qui s'écoule au fur et à mesure par l'orifice où passe le tube manométrique. L'appareil étant rempli de graines, celles-ci se gonflent et pressent sur l'ampoule qui transmet sa pression au manomètre. Les chiffres obtenus par M. Gréhant sont variables avec une même espèce de graine. J'ai répété quelques-unes des expériences de M. Gréhant et j'ai trouvé des résultats non moins variables. A cet égard, on ne peut donner aucun chiffre absolu : tout ce qu'on peut dire, c'est que certaines semences, celles de Lupin blanc par exemple, donnent des pressions plus fortes que d'autres, telles que celles de Maïs par exemple. La variabilité des résultats obtenus ne doit pas d'ailleurs nous étonner, car cette pression dépend de la position des graines les unes par rapport aux autres et des vides qu'elles laissent entre elles. D'autre part, les chiffres obtenus ne mesurent pas la pression maximum que les graines peuvent effectuer, car, ainsi que je l'ai constaté, celles-ci ne sont pas saturées quand la pression ne monte plus, ce qui se comprend d'ailleurs, étant donnée l'inextensibilité de l'enveloppe solide dans laquelle elles sont enfermées et le tube d'arrivage de l'eau qui ne tarde pas à se boucher et à empêcher celle-ci d'arriver.

Ainsi que l'a fait remarquer M. Régnard (2), ce qui aug-

(1) N. Gréhant, *Sur la pression exercée par les graines qui se gonflent dans l'eau.* Trois communications. (*Bull. de la Soc. de biologie*, 1889.)

(2) L. Régnard, *Note à propos de la pression exercée par les graines qui se gonflent.* (*Soc. de biologie*, 1889.)

mente dans l'appareil, ce n'est pas la pression intérieure, c'est une simple compression locale qui s'effectue sur les parois de l'ampoule. Pas plus que dans l'expérience du crâne, il ne peut y avoir augmentation de pression, puisque le récipient communique avec l'extérieur (1).

Mais si le récipient contenant les graines et l'eau est fermé de toute part, il peut y avoir aussi, et il y a même toujours, des modifications dans la pression totale.

Pour le démontrer, prenons un vase à parois résistantes (fig. 31) que nous remplirons au tiers avec des graines de Lupin ou de Haricot et que nous achèverons de remplir avec de l'eau. On ferme le récipient avec un bouchon, traversé par un tube ouvert en haut et portant en bas une ampoule de mercure, ampoule qui plonge dans l'eau. Celle-ci contient du mercure qui s'élève un peu dans le tube. Par un autre orifice peut passer un agitateur. Quand tout est en place, on enfonce ce dernier de manière à avoir une fermeture hermétique. On plonge tout l'appareil dans l'eau, pour éviter les changements de température. Les graines se plissant, le volume total de l'eau et des graines augmente et il se produit une pression sur l'ampoule. Le mercure monte de quelques centimètres.

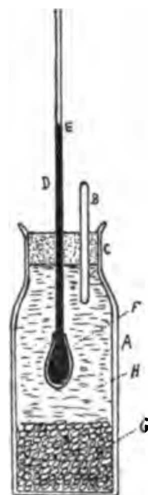


Fig. 31. — Dispositif montrant les changements de pression du volume total des graines et de l'eau. — A, vase résistant; B, agitateur; C, bouchon; D, tube manométrique; E, mercure; F, ampoule de caoutchouc; G, graines de Lupin; H, eau.

Au bout d'un certain temps, le mercure redescend et vient même au-dessous de son niveau initial. En un mot, on

(1) M. Régnard emploie une comparaison très juste : « Supposons, dit-il, que, dans une chambre, une barre de fer se trouve tendue entre les deux murs. Supposons que cette barre s'échauffe, elle augmente de longueur, elle presse sur un point limité des murs, elle pourrait les renverser. Si entre le mur et le bout de cette barre on met une ampoule de caoutchouc pleine de mercure, la barre pressera sur le mercure et le fera remonter à une grande hauteur. Pourtant, on ne pourra pas dire qu'il y ait eu augmentation de pression dans la chambre. »

observe une courbe analogue à celle de la figure 16. Il y a d'abord *augmentation* de pression, puis *dépression*.

Prenons d'autre part un appareil différent (fig. 32) : un tube deux fois recourbé plonge d'une part dans l'eau du flacon, d'autre part en dehors, dans un vase contenant du mercure. Ce tube est rempli d'eau. En mettant dans l'appareil des graines de Ricin ou de Maïs, on voit le mercure monter de quelques centimètres dans le tube, et cela progressivement. Il y a donc *dépression* (1). On ne peut pas poursuivre l'expérience longtemps, car les graines, entassées les unes sur les autres, effectuent sur les parois du vase la compression dont il est question plus haut (2).

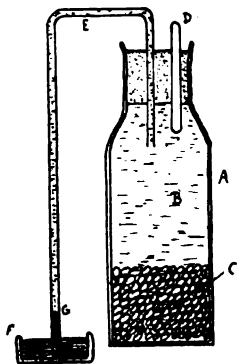


Fig. 32. — Autre dispositif maintenant les changements de pression du volume total des graines et de l'eau. — A, vase; B, eau; C, caryopses de Maïs; D, agitateur; E, tube rempli d'eau; F, cuvette de mercure; G, colonne de mercure s'élevant dans le tube.

On peut d'ailleurs montrer, d'une façon très nette, cette dualité des phénomènes de pression. Pour cela, à l'appareil de la figure 32, on ajoute le tube à mercure de la figure 31, mais de manière que l'ampoule soit placée *au milieu* des graines (fig. 33), lesquelles devront occuper les deux tiers du flacon. On assiste alors à un phénomène extraordinaire en apparence : le mercure monte dans le tube I, ce qui indique une dépression, et monte dans le tube N, ce qui semble indiquer une augmentation de la pression du volume total, mais ce qui n'est produit, en somme, que par une compression locale.

Les choses se passent comme si une main enfermée

(1) Cette expérience avait été déjà faite par M. Régnard, mais d'une manière inexacte : avec des Haricots et des Lentilles, il aurait dû voir, en effet, l'eau du tube s'écouler et passer sur le mercure.

(2) Ayant voulu un jour noter la température de graines se gonflant, j'ai vu mon thermomètre écrasé rapidement.

dans le vase B venait comprimer la poire du tube E; dans ce cas, il y aurait ascension du liquide dans H et aucune dans I. Mais si la main était enduite d'une couche d'amidon, la compression produite par la main ferait monter le liquide en H et la contraction due à l'hydratation de l'amidon ferait diminuer le volume du liquide de I et produirait par suite l'ascension du mercure en J.

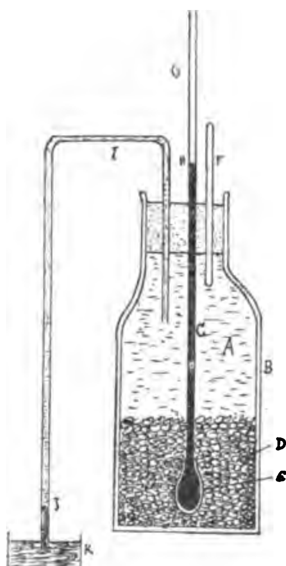


Fig. 33. — Dispositif destiné à montrer la dualité des phénomènes de pression des graines qui se gonflent. — A, eau; B, vase; C, tube manométrique; D, graines ; E, ampoule de caoutchouc; F, agitateur; G, tube manométrique; H, mercure; I, tube rempli d'eau; J, colonne mercurielle; K, cuvette de mercure.

Nous conclurons donc que *le volume total des graines et de l'eau est soumis, pendant toute la durée du gonflement, à des changements de pression, d'ailleurs très faibles.*

1° *Il y a d'abord une augmentation de pression, puis une dépression, avec des graines qui se plissent.*

2° *Il y a toujours une dépression avec les graines qui ne se plissent pas.*

3° *Toujours, quand les graines sont entassées les unes sur les autres, il y a au milieu d'elles une compression énergique qui provient de leur attraction pour l'eau.*

Cette compression est un simple fait de l'entassement des graines.

TROISIÈME PARTIE

SUR LA DESSICCATION NATURELLE DES GRAINES

Les graines, une fois arrivées à leur maximum de grosseur, s'isolent du reste de la plante en se détachant du

funicule. A partir de ce moment leur poids va en décroissant, par dessiccation, pour atteindre cet état de dureté qui caractérise les graines mûres. Quelle est la nature du travail qui s'opère dans ces graines? On considère généralement que la perte d'eau est une simple dessiccation, une simple

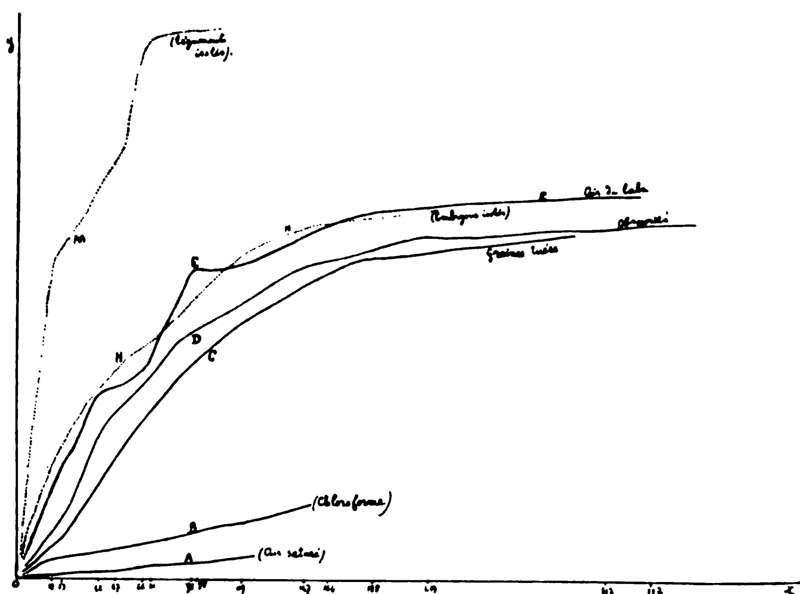


Fig. 34. — Courbes représentant les quantités d'eau perdues par les graines pendant leur maturité (détachées du funicule). Expériences faites sur des Haricots. — oy, ligne des quantités d'eau perdues pour 100 ; ox, ligne des temps, les chiffres indiquent le nombre de jours; A, graines placées dans l'air saturé ; B, graines placées dans une atmosphère chloroformée; C, graines tuées par la chaleur; D, graines placées à l'obscurité ; E, graines placées à l'air et à la lumière; H, embryons isolés; M, téguments isolés.

évaporation, telle que la présenterait un corps quelconque imprégné d'eau et exposé à l'air sec. On peut se demander s'il y a ici un phénomène physiologique, une perte d'eau par transpiration?

Pour répondre à cette question, nous nous sommes adressé à des Haricots, choisis au moment où la gousse allait s'entr'ouvrir et en ne choisissant que les graines qui se détachaient sans aucune difficulté du funicule. Voici

quelques-unes des expériences que nous avons effectuées; elles sont résumées dans les courbes de la figure 34:

a) Neuf Haricots nouvellement écossés pèsent $6^{gr},563$. On les laisse exposés, dans un verre de montre, à l'air du laboratoire, le 12 octobre 1893, à 4 heures du soir ($t^{o} = 15^{o}$).

DATE	HEURE DE LA PESÉE.	NOMBRE D'HEURES écoulées.	POIDS OBSERVÉS	QUANTITÉ D'EAU perdue par les graines.	QUANTITÉ D'EAU perdue p. 100.
13 octobre.	10	18	5,746	0,817	12,44
14 —	10	42	5,060	1,503	24,42
15 —	9	66	4,764	1,779	27,41
16 —	10	91	4,255	2,308	41,48
17 —	2	119	3,810	2,753	41,94
18 —	5	147	3,575	2,988	45,52
19 —	10	164	3,435	3,128	47,66
20 —	10	188	3,321	3,242	49,39
21 —	5	217	3,313	3,250	49,51
25 —	5	313	3,185	3,378	51,47
26 —	5	337	3,185	3,378	51,47

b) Dix Haricots nouvellement écossés pèsent $9^{gr},465$. On les met le 12 octobre à 11 heures du matin dans une atmosphère saturée.

DATE	HEURE de l'observation.	NOMBRE D'HEURES écoulées.	POIDS OBSERVÉS	PERTE DE POIDS des graines.	QUANTITÉ D'EAU perdue p. 100.
13 octobre.	10	23	9,397	0,068	0,718
14 —	10	47	9,345	0,120	1,26
15 —	10	71	9,290	0,175	1,84
16 —	10	95	9,234	0,231	2,44
17 —	3	124	9,168	0,297	3,13

A ce moment on arrête l'expérience, parce que les radicules de deux graines sont sorties et s'allongent.

c) Neuf graines de Haricots, fraîchement écossés, pèsent 9gr,307. On les tue par l'action de la vapeur d'eau surchauffée. Après cette opération elles ne pèsent plus que 6gr,624. C'est sur ce chiffre que l'on établit les calculs de la perte d'eau. On les expose à l'air du laboratoire, le 14 octobre, à 10 heures.

DATE	HEURE DE LA PESÉE.	NOMBRE D'HEURES écoulées.	POIDS OBSERVÉS	PERTE DE POIDS des graines.	QUANTITÉ D'EAU perdue par les graines.
14 octobre.	4	6	6,500	0,124	1,87
15 —	9	23	6,227	0 397	5,93
16 —	10	48	5,507	1,117	16,86
17 —	2	78	4,947	1,677	25,31
18 —	5	105	4,522	2,102	31,73
21 —	5	177	3,777	2,847	42,96
25 —	5	293	3,572	3,052	46,07

d) Dix Haricots entiers, fraîchement écossés, pèsent 9gr,973. On les expose dans un large récipient, avec un flacon de chloroforme, le 12 octobre à 5 heures.

DATE	HEURE DE LA PESÉE.	NOMBRE D'HEURES écoulées.	POIDS OBSERVÉS	QUANTITÉ D'EAU perdue par les graines.	QUANTITÉ D'EAU perdue p. 100.
13 octobre.	10	17	9,757	0,216	2,16
14 —	10	41	9,577	0,396	3,96
15 —	10	75	9,432	0,541	5,42
16 —	10	99	9,274	0,699	7
17 —	3	128	9,107	0,866	8,67
18 —	5	154	8,952	1,021	10,23

e) Onze Haricots, nouvellement écossés, pèsent 9gr,230. On les expose à l'air du laboratoire, mais à l'obscurité, le 15 octobre 1893 à 9 heures du matin (t° = 15°).

DATE	HEURE DE LA PESÉE.	NOMBRE D'HEURES écoulées.	POIDS OBSERVÉS	QUANTITÉ D'EAU perdue par les graines.	QUANTITÉ D'EAU perdue p. 100.
16 octobre.	10	25	8,350	0,880	9,55
17 —	2	41	7,510	1,720	18,63
18 —	5	68	6,745	2,485	26,92
19 —	10	85	6,360	2,870	31,09
20 —	10	109	5,860	3,370	36,51
21 —	5	140	5,460	3,770	40,84
24 —	5	212	5,025	4,205	45,55
26 —	5	260	4,955	4,275	46,31
28 —	10	301	4,925	4,305	46,64
31 —	5	380	4,910	4,320	46,8

f) A neuf Haricots, nouvellement écossés, on enlève délicatement le tégument sans blesser l'embryon. Ces neuf embryons pèsent 6gr,121. On les met, dans un verre de montre, à l'air du laboratoire le 12 octobre à 4 heures (t° = 15°).

DATE	HEURE DE LA PESÉE.	NOMBRE D'HEURES écoulées.	POIDS OBSERVÉS	QUANTITÉ D'EAU perdue par les embryons.	QUANTITÉ D'EAU perdue p. 100.
13 octobre.	10	18	5,193	0,928	15,1
14 —	10	52	4,366	1,755	28,6
15 —	10	76	4,183	1,938	31,6
16 —	10	100	3,756	2,365	38,6
17 —	2	128	3,406	2,715	44,3
18 —	5	155	3,241	2,880	46,8
21 —	5	227	3,087	3,034	49,5

g) A huit Haricots, nouvellement écossés, on enlève les téguments. Ceux-ci pèsent 1gr,395, on les met dans un verre de montre, à l'air du laboratoire, le 12 octobre à 4 heures (t° = 15°).

DATE	HEURE DE LA PESÉE.	NOMBRE D'HEURES écoulées.	POIDS OBSERVÉS	QUANTITÉ D'EAU perdue par les téguments.	QUANTITÉ D'EAU perdue p. 100.
13 octobre.	10	18	0,802	0,593	42,5
14 —	10	52	0,454	0,841	60,3
15 —	10	76	0,361	1,034	74,7
16 —	10	100	0,328	1,067	76,4
17 —	2	128	0,332	1,073	76,9

Comme il est facile de le voir par les expériences dont nous venons de donner le détail, il n'y a pas de doute que *les graines qui mûrissent perdent de l'eau par transpiration et non par évaporation*. Cette perte persiste en effet dans l'air saturé, là où toute évaporation cesserait. C'est un phénomène vital, car il est modifié par toutes les actions qui agissent sur la vitalité de la graine; elle n'est pas non plus la même à l'obscurité et à la lumière.

On voit aussi que *le tégument perd une quantité d'eau beaucoup plus considérable que les embryons isolés ou les graines intactes*.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Après avoir exposé les données de notre travail, il convient de jeter un coup d'œil sur les principaux résultats obtenus.

Nous avons d'abord établi qu'*au point de vue de la morphologie du gonflement, les graines peuvent se ranger en deux catégories, celles qui se plissent et celles qui ne se plissent pas*. Cette division est intéressante en ce qu'elle concorde avec les phénomènes principaux du gonflement des graines qui ont été étudiés dans la seconde partie de ce travail. Quant au processus même de la pénétration de l'eau, nous avons établi que *l'eau ne peut passer de l'extérieur à l'embryon que par le contact du tégument;* l'eau ne se déverse pas à l'intérieur de ce dernier.

La mesure des dimensions des graines, sèches et humides, nous a amené à conclure que *les graines plongées dans l'eau ne se dilatent pas également dans tous les sens;* la forme générale des graines humides n'est pas, par suite, la même que celle des graines sèches.

Le pouvoir absorbant des graines a été déjà très étudié; nous avons été amené à appeler l'attention sur les faits suivants : *le pouvoir absorbant des graines d'une même espèce est extrêmement variable; la pénétration de l'eau dans les graines, quant à son début et à sa marche, est aussi très variable.*

Un fait important et qui semble avoir échappé aux physiologistes, c'est que *dans un certain nombre de graines gonflées, il y a de l'eau libre qui n'appartient ni au tégument, ni à l'amande.* Des pesées nous ont montré que *cette eau libre, dans les graines saturées, représente une quantité, différente suivant les espèces, qui, dans nos expériences, a varié de* 1/8 *à* 1/30 *de l'eau totale absorbée. La proportion d'eau libre, rapportée au poids total de l'eau absorbée par la semence, est maximum au moment de la saturation; elle est moindre chez les graines non saturées et chez celles qui sont saturées depuis un certain temps. Cette proportion est beaucoup plus considérable chez les graines endormies par les anesthésiques.*

Nous avons étudié ensuite un certain nombre d'influences extérieures sur le pouvoir absorbant. Voici les principales conclusions que nous avons tirées de ces recherches :

Les graines endormies, dans la majorité des cas, absorbent autant d'eau que les graines vivantes; ce n'est que rarement qu'elles en absorbent une plus grande quantité.

L'augmentation de pression retarde notablement la pénétration de l'eau.

La température n'influe pas sur le pouvoir absorbant des graines; elle ne fait qu'augmenter la rapidité de la pénétration de l'eau. Cette augmentation de vitesse est d'autant plus sensible que le tégument est plus mince.

Une blessure dans le tégument augmente dans des propor-

tions considérables la vitesse de la pénétration de l'eau; elle n'a pas d'influence sur le pouvoir absorbant maximum.

Dans ce qui précède on n'avait en vue que l'absorption de l'eau par les graines plongées entièrement dans le liquide. Il était nécessaire d'étudier comment se comportaient les graines plongées partiellement dans l'eau. *Les graines à tégument mince plongées dans l'eau suivant une large surface arrivent presque au même degré de saturation que les graines immergées entièrement. Les graines plongées dans l'eau par une région très restreinte de leur surface n'arrivent jamais au même point de saturation que les graines immergées entièrement; dans ces conditions, la quantité d'eau absorbée n'est d'ailleurs pas suffisante pour provoquer la germination.*

Le chapitre qui suit est consacré à une question encore très mal connue, l'absorption de la vapeur d'eau. Après avoir mis en évidence que *cette vapeur, saturée ou non, est absorbée directement par les graines*, nous donnons les valeurs d'une quantité nouvelle, le *pouvoir absorbant pour la vapeur d'eau*, et nous les *comparons* au pouvoir absorbant pour l'eau. Nous montrons ensuite les faits suivants : *l'embryon absorbe une quantité de vapeur d'eau plus considérable que le tégument. L'intégrité du tégument diminue le pouvoir absorbant des graines pour la vapeur d'eau. Il y a de grandes différences individuelles relatives au pouvoir absorbant des graines par la vapeur d'eau. La vitalité de la graine influe d'une manière considérable sur l'absorption de la vapeur d'eau.*

Enfin nous terminons la première partie par l'étude de la rupture du tégument au début de la germination. *La déhiscence du tégument n'est pas produite par l'augmentation du volume de l'amande qui absorbe de l'eau. L'amande gonflée ne produit même pas une tension sur le tégument. La radicule, par la simple force qu'elle développe en croissant, est incapable de percer le tégument. Il est probable qu'elle sécrète une diastase, laquelle diminue la résistance de ce dernier en dissociant les cellules.*

Avec la seconde partie nous abordons un phénomène très

général : dans une graine plongée dans l'eau, le volume total n'est jamais égal à la somme des volumes de la graine sèche et de l'eau absorbée. Tantôt ce volume est plus grand et l'on dit alors qu'il y a eu *dilatation*, tantôt ce volume est plus petit et on dit qu'il y a eu *contraction*.

L'étude de ces variations de volume est très délicate à cause de leur faible amplitude et des variations considérables que l'on observe entre les graines d'une même espèce. Après de nombreuses recherches, nous avons établi que, *en ce qui concerne les variations du volume total des graines et de l'eau qu'elles contiennent, la condition pour obtenir des résultats toujours identiques, consiste à ne prendre que des graines indemnes de toute blessure* (ce qui d'ailleurs est fort difficile) *et se gonflant en même temps et de la même façon.*

A l'aide d'un appareil inscripteur, nous avons pu établir les points suivants :

Il y a dilatation, puis contraction chez toutes les graines à tégument mince et qui se plissent.

Il y a contraction chez les graines à tégument dur, les graines où le tégument est adhérent à l'amande, les akènes et les graines blessées.

Recherchant les causes de ces variations de volume, nous avons été amené à conclure ainsi :

La contraction est due à la diminution de volume qui accompagne la combinaison chimique des matières de réserve avec l'eau.

La dilatation est produite par l'imbibition rapide du tégument qui se plisse et s'éloigne de l'amande, créant ainsi au-dessous de lui un espace où les gaz sont raréfiés. A ces gaz semblent s'ajouter des gaz venus de l'embryon.

Pendant que ces modifications de volume se produisent, il y a des changements de pression totale. *Le volume total des graines et de l'eau est soumis pendant toute la durée du gonflement, à des changements de pression, d'ailleurs très faibles. Il y a d'abord une augmentation de pression, après une dépression, avec des graines qui se plissent. Il y a dès le*

début une dépression avec les graines qui ne se plissent pas.

Il ne faut pas confondre cette pression avec la compression énergique qui se manifeste au milieu de graines entassées et qui provient de leur affinité pour l'eau : ce sont là deux phénomènes absolument distincts.

Dans la troisième partie de ce travail, nous avons établi que *les graines, en mûrissant, se dessèchent par transpiration et non par simple évaporation.*

REMARQUES

SUR LA

REPRODUCTION DES PHÉOSPORÉES

ET EN PARTICULIER DES *ECTOCARPUS*

Par M. C. SAUVAGEAU

Les études que j'ai entreprises sur les Algues du golfe de Gascogne m'ont conduit à examiner de près quelques-uns des *Ectocarpus* qui s'y rencontrent. Ces plantes présentent un intérêt tout particulier, car c'est principalement sur plusieurs d'entre elles que l'on s'appuie pour établir le schéma classique de la reproduction des Phéosporées. Cependant, M. Bornet a prouvé récemment que l'histoire de leur reproduction est loin d'être aussi simple, et de s'effectuer suivant un mode aussi constant, que ce schéma semble le faire croire; j'ai moi-même ajouté quelques nouveaux exemples de discordance à ceux publiés par ce savant, et je compte poursuivre ces observations. Afin de mieux diriger mes recherches, j'ai rassemblé les documents existants sur le sujet, je les ai comparés et discutés. Il en est résulté un petit travail qui me paraît avoir assez d'intérêt pour être publié, non seulement parce qu'il résume ce qu'on sait actuellement sur la physiologie de la reproduction des Phéosporées, et nous verrons combien c'est peu de chose, mais aussi parce qu'il montre la manière interrompue et oscillante dont progressent nos connaissances lorsqu'on est forcé d'attendre qu'un hasard heureux fasse naître l'occasion

d'une observation décisive. C'est qu'en effet, si les formes de leurs organes reproducteurs sont à peu près connues parce qu'elles peuvent être étudiées sur des matériaux conservés, il n'en va pas de même de leurs fonctions qui ne peuvent être déterminées que sur le vivant aux époques et dans les circonstances favorables, ces deux conditions étant pour le moment loin d'être suffisamment précisées.

Les organes reproducteurs sont très uniformes dans le plus grand nombre des familles dont se compose le groupe des Phéosporées (Chordariacées, Élachistéacées, etc.). Ce sont des sporanges de deux sortes, uniloculaires et pluriloculaires. Les uns et les autres y conservent une physionomie à tel point comparable que, si dans l'une de ces familles on démontrait (comme d'ailleurs on l'a dit) que la reproduction sexuelle est dévolue à l'une des deux sortes de sporanges, il paraîtrait légitime d'étendre la même conclusion aux familles voisines. L'uniformité morphologique est même si frappante que la théorie pourrait s'appliquer aux familles telles que les Laminariacées, Sporochnacées, etc., chez lesquelles on n'a rencontré jusqu'ici qu'une seule forme de sporanges.

Mais il ne saurait en être de même pour les Ectocarpacées, auxquelles les Tiloptéridées et les Cutlériées se rattachent si étroitement qu'on ne peut les en éloigner. Si, d'une manière générale et au point de vue morphologique, leurs organes reproducteurs répondent aux sporanges uni et pluriloculaires des familles dont j'ai parlé d'abord, ils présentent toutefois des attributions particulières très variées. Dans certains cas, en effet, les sporanges uniloculaires contiennent une seule spore immobile (oosphère?) et les pluriloculaires renferment des anthérozoïdes aussi différenciés que ceux des *Fucus* (*Tilopteris*), ou bien, on trouve à la fois dans deux sortes de sporanges uniloculaires, des zoospores et des spores immobiles et pas d'anthéridies (*Heterospora*). Chez les Cutlériées, il y a deux sortes de sporanges pluriloculaires d'où sortent, dans les uns des anthérozoïdes, dans les autres des

zoospores très grosses susceptibles de fécondation, ou oosphères. On connaît des *Ectocarpus* ayant des anthéridies et des zoospores, un autre des sporanges pluriloculaires de deux sortes, un autre encore chez lequel on trouve à la fois trois sortes d'organes pluriloculaires. Il paraît difficile qu'une théorie générale puisse s'appliquer à ces cas particuliers, et celle qui jouit en ce moment d'une certaine faveur, d'après laquelle les Phéosporées, à part les Cutlériées et les Tiloptéridées, sont isogames par leurs sporanges pluriloculaires, est à coup sûr beaucoup trop exclusive. C'est ce que je vais essayer de montrer dans le résumé suivant où j'ai relevé toutes les observations publiées sur la question.

I. — État de la question d'après les travaux de Thuret (1).

Thuret a créé le groupe des *Phéosporées* pour les Algues à chromatophores bruns, qui produisent des zoospores de même couleur, et portent deux cils insérés latéralement et dirigés l'un en avant, l'autre en arrière. Ainsi délimité, le groupe des Phéosporées a été généralement conservé par les auteurs. Thuret découvrit dans un certain nombre de genres deux sortes de sporanges, les uns ovoïdes, *uniloculaires*, jusque-là considérés comme des spores simples, les autres allongés, *pluriloculaires* (2), qui se rencontrent isolément ou simultanément.

(1) G. Thuret, *Recherches sur les zoospores des Algues et les anthéridies des Cryptogames*, 1re partie (Annales des sciences naturelles. 3e série, t. XIV, 1850).

(2) Dans le mémoire où il annonce sa découverte (*Note sur les zoospores des Algues olivacées;* Bull. de l'Acad. royale de Belgique, t. XV, 1848), Thuret les désigne sous le nom de *sporanges ovoïdes* et de *sporanges filamenteux;* deux ans après, dans le mémoire cité précédemment (p. 235), et pour rappeler leur *forme*, il les nomme *oosporanges* et *trichosporanges*, puis, reconnaissant que ces noms « avaient l'inconvénient de présenter un sens trop exclusif, et de ne s'appliquer qu'à une différence de forme qui ne se rencontre pas toujours », il proposa lui-même de les changer contre ceux cités plus haut et généralement usités. — Une séparation nette entre les sporanges uni et pluriloculaires est actuellement admise par tous, mais en

Il dit à leur sujet : « Les zoospores issues de ces deux organes offrent une parfaite ressemblance, seulement celles qui proviennent des sporanges filamenteux sont un peu plus grandes que celles qui s'échappent des sporanges ovoïdes. J'ai vu d'ailleurs germer les unes et les autres, ce qui prouve suffisamment leur complète identité. » Les superbes planches qui accompagnent son mémoire comprennent toujours des figures de zoospores et de leur germination.

Les zoospores de ces plantes, qu'elles proviennent de l'une ou l'autre sorte de sporanges, sont donc pour Thuret des organes purement asexués. Mais le *Cutleria* présente « une exception jusqu'à présent unique » (*loc cit.*, p. 241), car il possède, 1° des sporanges dont les zoospores sont beaucoup plus grosses que celles des autres Phéosporées, mais qui

1873, Pringsheim (*Ueber den Gang der morphologischen Differenzirung in der Sphacelarien-Reihe;* Gesammelte Abhandlungen, 1895, t. I, p. 393 et 394) avait cru trouver des états intermédiares. Il aurait vu, en particulier dans les *Ectocarpus granulosus* et *siliculosus* des sporanges vidés sans aucune trace de logettes, tandis que d'autres en montraient avec toutes les formes de passage; de même chez le *Sphacelaria olivacea.* Il en concluait que chez les Ectocarpées et les Sphacélariées inférieures, la différenciation entre les deux sortes de sporanges n'est pas encore nettement acquise, qu'il existe entre leurs zoospores une mince membrane se dissolvant et disparaissant plus ou moins au moment de la déhiscence, et produisant ainsi les différents aspects observés sur les sporanges vidés. Les figures de l'*E. granulosus* données par Pringsheim semblent indiquer qu'en réalité il en a vu les deux sortes de sporanges ; bien que la forme des sporanges uniloculaires de cette espèce soit indiquée dans plusieurs livres, il ne paraît pas certain qu'ils aient été revus depuis; ils présenteraient cependant un intérêt tout particulier depuis que l'on a décrit chez l'espèce voisine, *E. secundus*, des anthéridies qui paraissent homologues des sporanges uniloculaires.

Il ne se forme pas de cloisons internes dans les sporanges uniloculaires, les zoospores y sont serrées l'une contre l'autre et disposées sans ordre comme des noix dans un sac, comme les spores dans un sporange de Mucorinée. Un sporange pluriloculaire est au contraire toujours cloisonné en logettes, mais on comprend que, suivant la rapidité avec laquelle s'est accru le sporange, les cloisons sont plus ou moins résistantes et persistent plus ou moins longtemps après la déhiscence. On sait d'ailleurs que, suivant les espèces, les parois des sporanges persistent ou disparaissent rapidement; sur ceux vidés depuis longtemps, couverts de bactéries ou de corpuscules étrangers, les traces des cloisons ne sont plus visibles. Les cloisons transversales ne correspondent d'ailleurs pas nécessairement à chaque couche de zoospores, et chez certaines espèces d'*Ectocarpus*, les logettes renferment deux couches de zoospores ou davantage.

germent exactement de la même manière, et 2° des anthéridies renfermant des anthérozoïdes qui, pas plus que ceux des *Fucus*, découverts peu avant par Thuret, ne germent isolément. Et, comme des expériences lui montrent que les grosses zoospores du *Cutleria* germent sans aucune fécondation(1), il en conclut que « l'influence fécondante des anthérozoïdes, si elle existe, doit s'exercer non sur les zoospores mais sur le sporange même (2) », toutefois ceci, d'après ses expériences, lui paraît peu vraisemblable. Quatre ans plus tard, Thuret revient sur ce sujet pour dire encore que le

(1) Il y a production d'un filament cloisonné seulement transversalement, non terminé en poil, et portant des rhizoïdes à sa base. Des cellules inférieures de cette fronde confervoïde, s'élèvent des branches d'apparence semblable au filament principal. (*Ann. sc. natur.*, 3e série, t. XIV, 1850, pl. 31, fig. 3, et *Études phycologiques*, pl. X). Nous aurons plus loin l'occasion de reparler de ces plantules. — Les observations de Derbès et Solier, simultanées de celles de Thuret, mais d'une bien moins grande précision, sont concordantes sur beaucoup de points (*Mémoires sur quelques points de la Physiologie des Algues;* Supplém. aux C. R. de l'Académie des Sciences, t. I, 1856). Ils ont étudié le *Cutleria adspersa* (*loc. cit.*, p. 59) dont ils mentionnent la dioïcité; les anthérozoïdes ne germent jamais; les spores au contraire germent presque toujours; les auteurs ne peuvent pas affirmer qu'il y ait fécondation bien que parfois ils aient cru l'observer (*loc. cit.*, p. 94) et la figure 1, *d*, de la planche 22 montre cependant que la fécondation s'est peut-être opérée sous leurs yeux. Mais leurs observations sur le *Cutleria multifida* sont bien concordantes avec celles de Thuret : « Nous avons aussi trouvé sur nos côtes le *Cutleria multifida* Grev., mais fort rarement. Les quelques individus que nous avons pu observer étaient tous femelles. Les spores de cette espèce ont germé comme celles de la précédente » (*loc. cit.*, p. 60). — Si le doute est permis pour la première espèce et peut-être même légitime, il est bien difficile quant à la seconde.

Les frères Crouan, tout en se plaçant à un point de vue exactement inverse de celui de Thuret, ont constaté comme lui que les spores du *Cutleria multifida* se développent sans fécondation, tandis que les anthérozoïdes sont incapables de germination (*Suite à nos observations microscopiques*, etc., *sur les genres d'Algues appartenant à la famille des Dictyotées;* Bull. Soc. bot. Fr., 1855, t. II, p. 648). Quelques jours après la dissémination des anthérozoïdes, disent ces auteurs, on les trouve réunis en une petite masse membraneuse assez résistante. Ce phénomène a été aussi vu et figuré par M. Reinke (*Entwicklungsgeschichtliche*, etc., p. 66 et pl. VIII, fig. 13); il est dû à la désorganisation du contenu des anthérozoïdes et à la persistance de la partie périphérique vésiculeuse. Il me semble cependant qu'il serait bon de rechercher à nouveau si les anthérozoïdes non utilisés s'entourent réellement d'une vraie membrane.

(2) G. Thuret, *Ibid.*, 2e partie (Ann. sc. nat., 3e série, t. XVI, 1851, p. 13).

Cutleria constitue une exception unique parmi les Phéosporées (1).

Dans le même mémoire, Thuret fait connaître la reproduction du *Tilopteris Mertensii*. Cette espèce, distinguée pour la première fois par Agardh, qui la rangea parmi les *Ectocarpus*, devint pour Kützing le type du nouveau genre *Tilopteris*, parce que les articles inférieurs des filaments se partagent en plusieurs cellules par des cloisons longitudinales. Mais c'est à Thuret que nous devons de connaître son vrai caractère générique : elle présente des anthéridies d'une structure particulière avec des anthérozoïdes en tout semblables à ceux des Fucacées et du *Cutleria ;* ses sporanges sont monospores, formés à la place d'articles végétatifs, solitaires, ou réunis par trois ou quatre à la file. Ces grosses spores sont immobiles ; l'auteur les a vues germer et reproduire des filaments tout à fait pareils à ceux de la plante mère ; leur fécondation est probable mais non prouvée, et « il ne semble pas que le contact des anthérozoïdes soit nécessaire à leur développement, car elles commencent souvent à germer à l'intérieur même des articles où elles sont renfermées (2). »

Ces caractères (3), joints à celui de l'absence des zoospores, parurent suffisants à Thuret pour proposer, d'ailleurs avec

(1) G. Thuret, *Recherches sur la fécondation des Fucacées et les anthéridies des Algues*, 2e partie, (Ann. sc. nat., 4e série t. III, 1855, p. 6).

(2) Les frères Crouan ont aussi figuré ces monospores comme germant à l'intérieur du sporange (*Florule du Finistère*, 1867, pl. 25, gen. 160).

(3) La description de Thuret étant par trop laconique et non accompagnée de figures, M. Bornet l'a complétée récemment d'après d'anciennes observations et a donné des dessins des organes reproducteurs et des germinations (*Note sur quelques Ectocarpus ;* Bull. Soc. bot. Fr., t. XXXVIII, 1891). « Chez les *Fucus*, strictement dioïques, il est aisé de montrer que les œufs et les anthérozoïdes, conservés séparément, périssent sans se développer, tandis que la germination a lieu promptement quand on les réunit. Mais ce moyen de démonstration n'était pas applicable au *Tilopteris* dont les deux organes sont entremêlés sur les mêmes filaments, de sorte qu'il semble impraticable de les isoler en grand nombre, dans des conditions telles que les résultats soient à l'abri de toute incertitude. Pas plus que chez les *Fucus*, il n'était possible, en raison de l'énorme inégalité de volume des anthérozoïdes et de l'œuf, de constater, sous le microscope, la pénétration de ceux-ci dans celui-là ».

doute, le groupe des Tiloptéridées qu'il intercalait entre les Cutlériées et les Fucacées (1). Mais plus tard, Thuret n'accordait plus à cette absence des zoospores « l'importance qu'il lui attribuait autrefois. Il ne croyait plus qu'on pût établir les principales divisions des Algues sur leur mode de reproduction par spores mobiles ou immobiles, et faisait remarquer que, dans les Chlorosporées, comme dans les Phéosporées, on trouve des plantes dont les spores sont dépourvues de mouvement, et qui pourtant se rattachent aux autres Zoosporées par des affinités si étroites qu'il est absolument impossible de les en séparer (2). »

A part ce qui concerne le *Cutleria* et le *Tilopteris*, les résultats publiés par Thuret, affirmatifs et avancés avec preuves à l'appui, paraissaient définitifs et pouvoir être admis sans conteste, mais Prinsgheim ayant découvert en 1869 la copulation entre zoospores chez une Algue verte, le *Pandorina morum*, il devenait nécessaire de vérifier à nouveau si la même chose n'existe pas chez les Phéosporées. C'est ce qu'entreprirent à Cherbourg et à Antibes MM. Janczewski et Rostafinski (3). Les conclusions de ces deux auteurs sont les mêmes que celles de Thuret : « Les zoospores des Phéosporées germent immédiatement et sans aucune copulation préalable » ; les anthéridies des *Cutleria* et du *Tilopteris* produisent des anthérozoïdes identiques à ceux des Fucacées et « ils doivent exercer comme ceux-ci l'action fécondante sur des organes femelles encore inconnus jusqu'à ce jour (*loc. cit.*, p. 375). L'année suivante, M. de Janczewski (4) reve-

(1) In Le Jolis, *Liste des Algues marines de Cherbourg*, 1864, p. 93.

(2) Bornet, in *Études phycologiques*, p. 24.

(3) Janczewski et Rostafinski, *Observations sur quelques Algues possédant des zoospores dimorphes* (Mémoires de la Soc. nation. des sc. naturelles de Cherbourg, t. XVIII, 1874). — Il n'est pas inutile de remarquer que l'une des espèces qu'ils ont étudiées est ce même *Ectocarpus siliculosus*, déjà étudié et figuré par Thuret et dont le nom reviendra plus loin. Les autres Phéosporées citées dans ce mémoire, sont, à sporanges uniloculaires : *Asperococcus bullosus*, *A. echinatus*, *Castagnea virescens*, *Sphacelaria cirrosa* ; à sporanges pluriloculaires : *Leathesia tuberiformis*, *Sphacelaria cirrosa*.

(4) Janczewski, *Observations sur l'accroissement du thalle des Phéosporées* (Ibid., t. XIX, 1875).

nait encore sur ce sujet : « La présence des organes mâles dans les Phéosporées rend complètement inutile toute discussion sur la possibilité d'une copulation des zoospores » (*loc. cit.*, p. 105) (1).

Voyons maintenant pour les Cutlériées, les Tiloptéridées et les autres Phéosporées ce que les travaux plus récents sont venus ajouter aux observations de Thuret; nous relèverons surtout les incertitudes et les lacunes qui persistent encore.

II. — Observations sur les Cutlériées.

La fécondation par hétérogamie des Cutlériées, soupçonnée par Thuret, ne pouvait tarder à être observée. C'est à M. Reinke qu'en revient le mérite (2). Les oosphères ne sont pas autre chose que les grosses zoospores décrites par Thuret.

Le thalle des *Cutleria multifida* observés à Naples par M. Reinke est dioïque, comme celui des plantes de Saint-Vaast. Les oosphères mises en culture sans anthérozoïdes se meuvent durant un certain temps, puis s'arrondissent, restent parfois nues, plus souvent se recouvrent d'une

(1) Il s'agit ici des anthéridies des *Ectocarpus secundus* et *Lebelii* dont il sera question plus loin. — J'ai insisté peut-être un peu longuement sur ces faits, mais voici pourquoi : M. Gœbel et M. Berthold ont décrit, comme nous le verrons plus loin, une conjugaison chez quelques Phéosporées. Or, dans le court historique par lequel débutent leurs mémoires, ces auteurs ne mentionnent pas la restriction faite par leurs devanciers relativement aux Cutlériées, de sorte que le lecteur est amené à faire le raisonnement suivant : « Les auteurs précédents ont affirmé que les zoospores des Phéosporées sont asexuées, or, M. Reinke a montré que celles du *Cutleria* subissent une fécondation, donc on devait s'attendre à trouver des phénomènes comparables chez les autres Phéosporées ». Mais, nous venons de voir que cet argument ne serait pas fondé puisque le *Cutleria* a toujours été mis à part parmi les Phéosporées ; ce n'est pas l'hétérogamie qui a été niée, mais l'isogamie.

(2) J. Reinke, *Ueber das Wachsthum und die Fortpflanzung von* Zanardinia collaris *Crouan* (Monatsber. der Königl. preuss. Akademie der Wissenchaften zu Berlin, 1874) et *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Cutleriaceen des Golfs von Neapel* (Nova Acta der K. L. C. Deutschen Akademie der Naturforscher, vol. XL, 1878). — Les citations faites ici s'appliquent uniquement au second mémoire plus complet que le premier.

membrane, mais périssent toujours sans développement ultérieur. Si au contraire des oosphères et des anthérozoïdes sont dans la même goutte d'eau, les premières s'arrêtent bientôt, s'arrondissent en conservant une partie incolore qui correspond au rostre de la zoospore, les anthérozoïdes s'en approchent alors, circulent contre elles jusqu'à ce qu'ils atteignent la tache incolore, y adhèrent, perdent leurs cils et s'arrondissent; l'oosphère et l'anthérozoïde s'entourent chacun d'une mince membrane, pendant que la tache incolore d'imprégnation disparaît par suite du déplacement des chromatophores; la membrane de l'œuf s'épaissit ensuite pendant qu'il ne persiste de l'anthérozoïde que des restes indistincts. L'auteur n'a pas pu observer une pénétration directe des deux éléments sexués, et il suppose que la fécondation doit se faire par une sorte de diffusion.

De ces œufs fécondés, l'auteur obtint facilement des germinations qu'il dut malheureusement interrompre après un mois de culture. Les plantules obtenues avaient un aspect différent de celles obtenues autrefois par Thuret, différent aussi d'un *Cutleria*, car elles manquaient des cils ou poils marginaux si caractéristiques, et semblaient plutôt devoir s'accroître en largeur par le cloisonnement de l'ensemble des cellules (1).

Le *Zanardinia collaris* présente aussi deux sortes d'individus semblables; les uns, que les frères Crouan avaient déjà décrits, monoïques, portent à la fois des oogones et des anthéridies; les autres, découverts par M. Reinke, portent de simples zoosporanges uniloculaires (2). Il y avait ici à savoir

(1) M. Reinke soupçonnait cette plantule, si différente d'un *Cutleria*, d'en représenter un état spécial intercalé dans le cycle d'une alternance de génération; elle avait quelque ressemblance avec un *Desmotrichum*, et l'auteur fait remarquer que dans les points où l'on trouve à Naples le *Cutleria multifida*, mais à l'époque où il n'est pas encore développé, sont à la même place de petites plantes en lames correspondant à un *Desmotrichum*. — Il semble que de ceci nous ayons seulement à retenir le fait de la fécondation, puis de la facile germination des œufs.

(2) L'existence du *Z. collaris* à zoosporanges avait déjà été reconnue par Schousboe, mais non publiée (Bornet, *Les Algues de P. K. A. Schousboe*, p. 231; Mém. de la Soc. nation. de Cherbourg, 1892. t. XXVIII).

non seulement comment se fait la fécondation, mais quelles relations existent entre la plante sexuée et la plante asexuée.

Les sporanges uniloculaires sont très rapprochés l'un de l'autre, étroits, cylindriques, s'ouvrent au sommet et laissent échapper des zoospores unisériées, piriformes, à deux cils insérés non loin du sommet, très mobiles. Après s'être mues quelque temps, elles s'arrêtent, s'entourent d'une membrane, et la germination commence aussitôt; les plantules sont filamenteuses, et celles âgées de trois mois ont la plus grande ressemblance avec les plus développées parmi celles de *Cutleria multifida* figurées par Thuret (1).

Les oogones produisent des oosphères dont la forme et la taille sont exactement les mêmes que celles des précédentes zoospores asexuées. Elles se comportent de même que celles du *Cutleria* en attendant la fécondation, mais l'auteur a vu l'anthérozoïde y pénétrer au niveau de la tache d'imprégnation. Les oosphères non fécondées ne s'entourent pas d'une membrane et meurent. Au contraire, après la fécondation (mais seulement après), l'œuf est entouré d'une membrane très nette, la germination commence aussitôt et donne une plantule filamenteuse, tout à fait concordante avec celle qui provient de la zoospore asexuée. La figure 21, planche X (*loc. cit.*), donnée par M. Reinke de la germination de l'œuf fécondé du *Zanardinia* est, en effet, singulièrement ressemblante avec la figure 3, pl. XXXI (*loc. cit.*), donnée par Thuret pour la *Cutleria multifida* (2). Étant donnée cette res-

(1) M. Reinke dit avoir vu assez fréquemment, sur ces jeunes filaments, des cellules contracter leur contenu qui s'échappe par une ouverture latérale en une boule qu'il appelle « spore secondaire » par analogie avec ce qu'il a déjà observé chez le *Phyllitis* (v. plus loin, p. 250), mais dont il n'a pas vu le développement ultérieur. Ce phénomène était parfois si général sur certains filaments qu'il l'a vu entraîner leur disparition. Il l'attribue à de mauvaises conditions de végétation (*loc. cit.*, p. 75).

(2) Le contenu des cellules de ces plantules filamenteuses se résout très fréquemment en spores secondaires, non motiles, qui pour la plupart meurent. Parfois, cependant, l'auteur les a vues s'entourer d'une membrane, s'allonger et se cloisonner transversalement. Puis, l'on trouvait bientôt, dans les vases de culture, de nombreux filaments qui se ramifiaient et formaient une sorte de lame de faux parenchyme rampant. Plus tard, de

semblance, je ne vois pas pourquoi M. Falkenberg (v. plus loin, *loc. cit.*, p. 447) doute de l'exactitude des cultures de Thuret et paraît soupçonner ses dessins de représenter des germinations d'*Ectocarpus* et non de *Cutleria*.

Le *Zanardinia* ayant deux thalles, l'un sexué et l'autre asexué, on peut supposer entre les deux formes, une alternance de génération, bien qu'en somme les cultures de M. Reinke ne nous renseignent nullement sur ce sujet. Le *Cutleria*, d'autre part, étant fort voisin du *Zanardinia* par ses organes sexuels, il est légitime de supposer qu'il possède aussi une génération asexuée d'aspect différent, car on n'y trouve jamais de sporanges uniloculaires. M. Reinke a eu l'idée de le comparer à l'*Aglaozonia reptans* dont le thalle n'a point le mode d'accroissement caractéristique d'une Cutlériée, mais dont les zoosporanges, déjà décrits autrefois par les frères Crouan (1), sont identiques à ceux du *Zanardinia*. M. Reinke a vu que les zoospores sont également identiques et germent en donnant une plantule comparable (2).

Si les recherches de M. Reinke ont le mérite de nous apprendre le rôle des organes reproducteurs, elles laissent

celui-ci s'élèvent des filaments dressés à cellules plus larges, qui se cloisonnent transversalement et longitudinalement pour donner des lames de 8-10 séries de cellules et qui portent des sporanges uniloculaires semblables à ceux d'un *Ectocarpus*. C'est encore un *Desmotrichum*.

Au début, M. Reinke ne doutait pas que ce *Desmotrichum* n'appartînt au cycle de végétation du *Zanardinia* et il s'attendait toujours à un retour au type. Mais la germination de ses zoospores donna de nouveaux *Desmotrichum*, qui bientôt devinrent si abondants que les filaments originels de *Zanardinia*, évincés des cultures, disparurent! La ressemblance entre le *Desmotrichum* du *Zanardinia* et celui du *Cutleria* pouvait aussi faire penser à une erreur. Mais M. Reinke dit avoir bien vu un commencement de germination des spores secondaires; s'il y a eu erreur, elle s'est produite au moment où l'auteur, croyant suivre le développement ultérieur de ces germinations, les a confondues avec des germinations plus avancées de *Desmotrichum* ayant une origine étrangère. Evidemment, ces cultures n'étaient pas pures.

(1) Crouan, *Observations microscopiques sur l'organisation, etc., suite* (Bull. Soc. bot. Fr., t. IV, 1857).

(2) Malheureusement les plantules ainsi obtenues, après deux mois de culture se sont encore vidées en spores secondaires; le *Desmotrichum* apparut aussi dans les cultures.

en suspens la question de l'alternance des générations.

Cette question fut reprise peu de temps après, par M. Falkenberg (1) au laboratoire de Naples. Ses expériences sur la germination des oosphères, faites avec le plus grand soin, sont concordantes : tandis que les oosphères fécondées germent, les oosphères non fécondées ne germent jamais. Quant aux expériences de fécondation croisée entre le *C. multifida* et le *C. adspersa*, elles n'ont jamais réussi ; les anthérozoïdes de l'un sont tout à fait insensibles pour les oosphères de l'autre. La fécondation du *C. multifida*, au lieu de se faire par diffusion comme le disait M. Reinke, se fait par une pénétration assez rapide comme dans le *Zanardinia*. Puis, la germination commence aussitôt en un court filament, sorte de prothalle dressé (*Keimfuss*), qui s'accroît par division transversale intercalaire et prend aussi des cloisons longitudinales, comme M. Reinke l'a bien représenté pour cette plante. Mais ensuite, il y a arrêt dans le développement (2).

C'est alors qu'en un point variable de ce prothalle se fait un accroissement latéral très lent, perpendiculaire à sa direction, et qui produit une lame, le plus souvent de trois épaisseurs de cellules, et que l'auteur a suivi pendant huit mois. Ces lames horizontales restent toujours attachées aux prothalles et portent des rhizoïdes sur leur face inférieure ; elles sont tellement différentes comme mode de croissance d'un thalle de *Cutleria* qu'il est même impossible de supposer qu'elles se transforment plus tard en un *Cutleria ;* elles ne sont point un accident de culture, car l'auteur en a vu des milliers. Bien qu'elles n'aient point produit de zoosporanges et que sous

(1) P. Falkenberg, *Die Befruchtung und der Generationswechsel von* Cutleria (Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, vol. I, 1879).

(2) Parfois, sur de jeunes plantules, des cellules se gonflent extérieurement, la membrane devient de plus en plus mince, le contenu protoplasmique sort et meurt bientôt. Ceci est probablement comparable aux spores secondaires de M. Reinke et n'est qu'un cas pathologique. L'auteur n'a jamais vu de *Desmotrichum* dans ses cultures et il se dit même autorisé par M. Reinke, à dire que celui-ci les considère actuellement comme une végétation étrangère et non une portion du cycle du développement (*loc. cit.*, p. 440).

certains rapports elles diffèrent des *Aglaozonia*, l'auteur croit cependant pouvoir conclure, et par une série de raisons que je ne reproduis pas ici, que l'*Aglaozonia reptans* est la forme asexuée du *Cutleria multifida* et l'*Aglaozonia chilosa* celle du *Cutleria adspersa*. Cette manière de voir, d'ailleurs extrêmement probable, est devenue classique.

Cependant, pour que la question fût tout à fait élucidée, il faudrait savoir si des sporanges se forment réellement sur cette lame découverte par M. Falkenberg, et suivre la germination des zoospores d'*Aglaozonia;* rechercher si l'œuf du *Zanardinia* donne une plante asexuée qui se développe en deux temps, comme celui du *Cutleria*, et si les zoospores du *Zanardinia* se développent différemment des œufs, ce que ne laissent pas supposer les cultures de M. Reinke.

En terminant son important mémoire, M. Falkenberg remarque que l'affirmation, par les auteurs français, de la germination des oosphères non fécondées est en contradiction avec ce qui se passe à Naples, et que de nouvelles expériences devraient être tentées en France. La cause d'erreur pour ces auteurs, serait qu'ils cherchaient une fécondation entre éléments en mouvement, et qu'ils considéraient l'arrêt des oosphères suivi de leur changement de forme comme un début de germination; l'acte sexuel aurait pu s'accomplir sans qu'ils s'en aperçussent. Sans méconnaître que la reprise de ces expériences soit désirable, elles me semblent cependant présenter des garanties suffisantes et pouvoir être facilement interprétées. A Saint-Vaast, où Thuret a fait ses observations, et où le *Cutleria multifida* abonde, il lui fallait souvent récolter plus d'une centaine d'échantillons avant d'en trouver un seul pourvu d'anthéridies (1); il y avait donc peu de chances pour que des anthérozoïdes fussent répartis assez uniformément dans l'eau pour amener une fécondation; cependant, des précautions étaient prises par Thuret : « Des frondes de *Cutleria multifida* cou-

(1) Thuret, *Recherches sur les zoospores*, etc. 2e partie (*loc. cit.*, p. 13).

vertes de sporanges, disposées à part dans un vase et lavées à plusieurs reprises dans l'eau de mer, ont donné plusieurs jours de suite de nombreux zoospores, qui ont toujours parfaitement germé sans le secours d'aucun anthérozoïde (1). » Nous avons vu aussi que les *Cutleria multifida* observés par Derbès et Solier sur les côtes de Provence étaient tous femelles. M. Reinke dit qu'à Naples, au contraire, on trouve trois frondes mâles pour deux frondes femelles, aussi les oosphères ne germent-elles jamais sans fécondation. On comprend, au contraire, qu'à Saint-Vaast la fécondation, si elle était nécessaire, serait infiniment plus chanceuse et que les oosphères puissent se développer par parthénogenèse. Un fait vient à l'appui de ceci : MM. Reinke et Falkenberg sont d'accord pour dire que la germination des œufs de *Cutleria* ne correspond point, à Naples, aux plantules figurées par Thuret; celles-ci sont trop jeunes pour que l'on puisse prévoir si elles deviendront plus tard un *Cutleria*, mais si les oosphères se comportent parthénogénétiquement comme des boutures, il ne serait point étonnant que leur germination ressemblât davantage à la plante mère que celle des oosphères fécondées.

Ces expériences seraient aussi à reprendre en France pour savoir si la fécondation peut se faire quand on la prépare.

Enfin, M. de Janczewski a étudié plus récemment le *Cutleria adspersa* (2) à Antibes, et ses observations ne sont pas entièrement concordantes avec celles des auteurs précédents sur le *Cutleria multifida*. Il est strictement dioïque et les deux sexes sont aussi fréquents l'un que l'autre. L'auteur donne sur la constitution des éléments sexuels des détails plus précis que ses devanciers. Jamais les œufs non fécondés ne germent : ils meurent peu après être passés à l'état de repos, ou bien, s'ils prennent une membrane, ils ne tardent pas à se vider et à se désorganiser. En culture

(1) Thuret, in *Études phycologiques*, p. 23.

(2) De Janczewski, *Note sur la fécondation du* Cutleria adspersa *et les affinités des Cutlériées* (Ann. sc. natur., 6e série, t. XVI, 1883).

cellulaire, les anthérozoïdes sont indifférents pour les oosphères en mouvement, mais accourent autour de celles arrêtées et arrondies, s'accolent contre elles en un point quelconque de leur surface, mais « se décomposent en ne laissant que leur granule orangé adhérent au contour extérieur de l'oosphère, » aussi l'auteur n'a-t-il jamais pu obtenir de germination en culture cellulaire. Dans les autres conditions, il n'en est pas de même; les éléments sexuels étant sortis de très bon matin, la fécondation s'opère entre une et deux heures de l'après-midi; on le reconnaît à la présence de deux points rouges dans l'œuf. Si l'observation est faite avant que le déplacement des chromatophores empêche de reconnaître la partie incolore correspondant au rostre, c'est là que se trouvent les deux points rouges, de taille différente; c'est donc en ce point qu'a eu lieu la copulation. Sous ce rapport, l'auteur confirme donc les assertions de MM. Reinke et Falkenberg.

La germination, d'abord rapide, se ralentit ensuite, elle donne un court filament cylindrique avec un rhizoïde fixateur en bas et un poil à l'extrémité supérieure. Puis, par des cloisonnements longitudinaux et transversaux, ce filament prend l'aspect d'un petit prothalle à symétrie dorsiventrale, avec des rhizoïdes à la face ventrale et quelques poils à la face dorsale. Cette symétrie ne se voyait pas dans les cultures de M. Falkenberg; les prothalles les plus âgés avaient soixante jours et ne montraient aucune trace de l'expansion latérale signalée sur le *C. multifida*.

La comparaison serait assez difficile à établir entre les plantules obtenues par les deux auteurs allemands et par M. de Janczewski; l'opposition même paraît absolue. L'auteur ne nous dit rien de l'*Aglaozonia chilosa* qui, comme on l'a vu, est, d'après M. Falkenberg, la génération asexuée supposée du *C. adspersa*.

Par cet historique des observations faites sur les Cutlériées, nous constatons donc qu'il existe encore des contra-

dictions et des lacunes importantes dans leur histoire, et cependant, comme nous le verrons, les Cutlériées sont les mieux connues parmi les Phéosporées, quant à l'interprétation des phénomènes de la reproduction. Ces lacunes ne pourront être comblées que par des recherches d'assez longue haleine au bord de la mer; les germinations de ces plantes ne croissent que très lentement dans les cultures, et tous les auteurs précédents ont dû quitter leur laboratoire avant d'avoir pu les mener définitivement à bien.

Au point de vue strict de la physiologie de la reproduction, c'est actuellement des Fucacées que les Cutlériées se rapprochent le plus, mais les organes reproducteurs des premières sont situés dans des conceptacles, et le corps végétatif des unes est vraiment trop différent de celui des autres pour qu'on puisse les rapprocher. Bien que le thalle des Cutlériées soit une lame parenchymateuse, son mode de développement est comparable à celui du thalle monosiphonié des Ectocarpées et la forme extérieure des organes reproducteurs rend la comparaison plus étroite; la manière dont se comportent les anthéridies des quelques *Ectocarpus* où l'on connaît ces organes, est malheureusement encore ignorée, mais sera peut-être un lien de plus entre les deux groupes. Enfin, des observations récentes de M. Kuckuck (1) viennent apporter un sérieux appui à cette manière de voir. Il a obtenu à Helgoland des plantules de *Cutleria multifida* dont l'aspect d'*Ectocarpus* l'a engagé à créer pour elles une variété *confervoides*. Ajoutons que les germinations de M. Kuckuck ne présentaient point la forme d'*Aglaozonia*, décrite par M. Falkenberg, et s'accordent mieux avec celles figurées par Thuret.

III. — Observations sur les Tiloptéridées.

Pendant longtemps, le *Tilopteris Mertensi* fut le seul

(1) P. Kuckuck, *Bemerkungen zur marinen Algenvegetation von Helgoland*, p. 231, fig. 20 (Wissenschaftlichen Untersuchungen, herausgegeben von der Kommission, etc., 1894).

représentant des Tiloptéridées; M. Kjellman en décrivit un nouveau en 1872, *Haplospora globosa* (1). Comme dans le *Tilopteris*, les sporanges renferment une seule grosse spore, pourvue d'une enveloppe propre à la maturité, mais au lieu d'être intercalaires comme dans le *Tilopteris* ils sont complètement exserts comme dans un *Ectocarpus*. On trouve parfois des spores en germination à l'intérieur même du sporange. Les grosses monospores de l'*Haplospora*, comme celles du *Tilopteris*, peuvent donc se développer sans qu'il y ait eu fécondation. L'auteur décrit, avec doute il est vrai, des anthéridies correspondant à celles du *Tilopteris* (*loc. cit.*, p. 5 et 12), mais il a reconnu plus tard avoir fait erreur (2). Elles font donc défaut.

L'*Haplospora* serait au *Tilopteris* ce que l'*Ectocarpus* est au *Pilayella*.

Dans le même mémoire, M. Kjellman reprend l'ancien genre *Capsicarpella* de Bory pour deux plantes, l'*Ectocarpus sphærophorus* Carm., et une plante nouvelle, *Capsic. speciosa*, et le caractérise par la partielle immersion des sporanges uniloculaires dans la fronde, situation qui résulte de la division longitudinale de la cellule mère. Le *Capsic. sphærophora* possède uniquement des sporanges uniloculaires, qui, à l'état de maturité, paraissent se résoudre en spores, mais dont l'auteur n'a pas vu la déhiscence (3). Dans le *Capsic. speciosa*, le contenu de ces sporanges semble toujours homogène et unique; l'auteur a vu des sporanges vidés, largement ouverts, mais n'a pas assisté à la déhiscence; il possède, en outre, des sporanges pluriloculaires que l'au-

(1) Kjellman, *Bidrag till Kännedomen om Skandinaviens Ectocarpeer och Tilopterider*, Stockholm, 1872.

(2) Ainsi qu'il résulte d'une communication faite par l'auteur à M. Reinke (V. Reinke, cité plus loin, p. 104). Je donne ce détail parceque le *Sylloge Algarum* de M. de Toni reproduit au sujet de cette plante la première diagnose de M. Kjellman où les anthéridies sont mentionnées.

(3) Thuret a vu les zoospores de l'*Ectocarpus* (*Isthmoplea*) *sphærophorus;* elles sont pareilles à celles des autres *Ectocarpus* (Bornet in litt.). M. Reinke ne paraît pas avoir vu ces zoospores à l'état de mobilité. (*Atlas deutscher Meeresalgen*, pl. XXX, fig. 12.)

teur compare à ceux d'un *Ectocarpus*, mais cependant, par son aspect général, la plante rappelle plutôt une Tiloptéridée qu'une Ectocarpée.

Pour des raisons de nomenclature, M. Kjellman changea en 1877 (1) le nom de *Capsicarpella* en celui d'*Isthmoplea*, mais ce nom ne s'applique plus qu'à une seule espèce, *Isthm. sphærophora*, qui reste parmi les Ectocarpées (2). En effet, la deuxième espèce, *Caps. speciosa*, qu'il a retrouvée dans les mers septentrionales et étudiée de plus près, ayant bien des sporanges unisporés, forme le genre de Tiloptéridées *Scaphospora*, avec une nouvelle espèce, le *Scaph. arctica*. L'auteur n'a vu la déhiscence s'effectuer ni dans les sporanges uniloculaires, ni dans les sporanges pluriloculaires, mais ceux-ci, à très petites logettes (2-3 μ de largeur), comme dans le *Tilopteris*, sont probablement des anthéridies. En effet, dit M. Kjellman, sur tous les exemplaires où l'on voit des sporanges monosporés vidés, les sporanges pluriloculaires sont dans le même état; au contraire, si tous les premiers sont pleins, il n'y a que très peu des seconds qui soient vidés; il paraît simple d'en conclure qu'une liaison existe entre les deux phénomènes et que les sporanges pluriloculaires sont des anthéridies.

Les quatre Tiloptéridées précédentes, retrouvées dans la mer Baltique par M. Reinke, lui ont fourni le sujet d'un important mémoire dont nous retenons seulement ce qui a trait à la reproduction (3).

M. Kjellman distinguait les *Scaphospora speciosa* et

(1) Kjellman, *Ueber die Algenvegetation der Murmanschen Meeres* (Nova Acta regiæ Societatis scientiarum Upsaliensis, Volumen extra ordinem editum, Upsal 1877).

(2) C'est sans doute par erreur que M. Gobi range, d'après Thuret et M. Kjellman, l'*Ectoc. sphærophorus* ou *Isthm. sphærophora* parmi les Tiloptéridées (*Die Algenflora des Weissen Meeres*, p. 58, Mémoires de l'Académie impér. des sciences de Saint-Pétersbourg, série 7e, t. XXVI, 1878).

(3) J. Reinke, *Ein Fragment aus der Naturgeschichte der Tilopterideen* (Botanische Zeitung, t. XLVII, 1889).

arctica par la situation et la dimension des sporanges uniloculaires ; M. Reinke, ayant trouvé sous ces deux rapports des états intermédiaires, en conclut que le second n'est probablement qu'une variété du premier (*loc. cit.*, p. 128) (1).

Au point de vue de l'origine et de l'insertion des sporanges monosporés, la différence entre l'*Haplospora globosa* et le *Scaphospora speciosa* est aussi beaucoup moins tranchée que le croyait M. Kjellman, car on trouve dans le premier des sporanges en partie immergés dans le filament ou même totalement intercalaires, mais la nature de l'oosphère présumée va nous montrer des différences inattendues.

Les anthéridies du *Scaphospora* correspondent bien à celles du *Tilopteris* (2). M. Reinke n'a pas réussi à assister à leur déhiscence, mais il a vu dans les touffes de petites zoospores dont les dimensions correspondent à celles des logettes, et la forme et la structure aux anthérozoïdes des Fucacées. Il croit qu'elles proviennent des anthéridies et sont les éléments mâles. Quant au sporange monosporé, il renferme avant sa maturité un protoplasme spumeux à très grandes lacunes, avec noyau unique et central ; les chromatophores forment une couche pariétale ; plus tard, quand la maturité approche, une partie des chromatophores pénètre dans l'intérieur le long des lames protoplasmiques. Puis, la paroi du sporange se gonfle, se dissout largement à sa partie supérieure, la spore sort en se déformant et s'arrondit en boule. L'auteur n'a pas réussi à voir la fécondation (3), mais comme la spore possède un seul noyau, n'a pas de membrane, et se développe sur des plantes à anthérozoïdes, il la regarde comme une oosphère. Il n'a pas réussi davantage à suivre plus loin le développement des œufs par l'observation

(1) Un autre *Scaphospora*, le *S. Kingii*, a été décrit par M. Farlow en 1882 ; les auteurs cités ici le passent complètement sous silence. Peut-être est-il lui-même une variété de *S. arctica?* Voir De Toni, *Sylloge Algarum*, p. 300.

(2) Voy. Bornet, *Notes sur quelques* Ectocarpus, *loc. cit.*

(3) Le spore ayant environ 100 μ de diamètre, et l'anthérozoïde 2 à 3 μ, la fécondation, si elle se produit, n'est pas facile à suivre. La difficulté est la même que pour le *Tilopteris*.

directe, mais il a trouvé dans les touffes des germinations qu'il leur attribue.

Les *Scaphospora* étudiés, trouvés à 14 mètres de profondeur, se laissent difficilement cultiver, dit M. Reinke, les anthéridies et les oogones adultes meurent, les jeunes reprennent l'état végétatif. Certains oogones, nés dans une culture, et qui ne semblaient pas avoir atteint leur maturité, ont multiplié leur noyau, sont devenus bi ou tétranucléés, un cloisonnement correspondant apparaissant seulement plus tard. Ce cloisonnement se continue ensuite et l'auteur a vu, inclus dans la membrane de l'oogone, des embryons de 8 à 12 cellules semblables à ceux qui se produisent sur place chez l'*Haplospora*. D'après M. Reinke, cela ne prouve pas la non-sexualité de l'oogone, mais seulement que, dans les conditions artificielles réalisées dans les cultures, l'oosphère se comporte comme une spore asexuée.

L'*Haplospora globosa* n'a jamais montré que des sporanges monosporés. Le développement de la spore est identique à celui de l'oosphère du *Scaphospora*, et ses dimensions concordent aussi. Mais, lorsque le sporange a atteint son plus grand diamètre, au moment où quelques-uns des chromatophores pariétaux pénètrent dans l'intérieur, le noyau se divise deux fois pour donner quatre noyaux égaux qui se dispersent dans le sporange. La spore est alors mûre, elle est recouverte d'une membrane propre, mince, mais nettement distincte; le sommet du sporange se ramollit, puis se dissout, et laisse sortir la spore qui commence aussitôt à germer. Le premier cloisonnement détermine quatre cellules, correspondant aux quatre noyaux préformés, puis continue. Dans certains cas, M. Reinke a vu la germination à l'intérieur même du sporange; parfois aussi le nombre des noyaux libres est supérieur à 4, allant jusqu'à 8-10, avant que le cloisonnement apparaisse.

L'*Haplospora globosa* est pour M. Reinke une plante asexuée, mais il propose deux explications quant à la signification du sporange. Ou bien, le thalle végétatif de l'*Haplos-*

pora étant comparable à celui d'un *Ectocarpus* ou d'un *Sphacelaria*, son sporange monosporé correspond à un sporange uniloculaire de ces plantes, qui diviserait son noyau mais pas son protoplasma. Ou bien, la division du noyau en quatre correspond à celle qui se fait dans les tétrasporanges des Dictyotées, mais sans arriver à donner quatre spores indépendantes; d'ailleurs, la physionomie générale de la germination n'est pas sans ressemblance avec celle des Dictyotées, étudiée par le même auteur. Toutefois, le thalle adulte des Dictyotées est évidemment bien différent de celui des Tiloptéridées. En réalité, il n'y a pas d'affinité véritable entre ces plantes.

Enfin, la concordance entre l'appareil végétatif de l'*Haplospora* et celui du *Scaphospora*, et aussi la concordance entre l'origine du sporange de l'un et celle de l'oogone de l'autre, font supposer à M. Reinke que ces deux genres n'en sont peut-être qu'un seul. De plus, comme les deux plantes se trouvent dans les mêmes régions, que l'une a toujours uniquement des monosporanges, l'autre toujours des oogones et des anthéridies, l'auteur tend à considérer l'*Haplospora* comme la forme asexuée du *Scaphospora* (*loc. cit.*, p. 139) (1).

Il y aurait donc deux thalles comme dans le *Zanardinia*, peut-être une alternance de génération entre la plante sexuée et la plante asexuée. Mais il me semble que les faits précédents pourraient s'interpréter d'une façon différente et plus simple. Si la monospore de l'*Haplospora* est si ressemblante à l'oosphère du *Scaphospora* jusqu'au moment de sa maturité, et puisqu'il paraît légitime de considérer cette oosphère comme ayant bien le caractère sexué, pourquoi n'admettrait-on pas que la monospore est identique à l'oosphère, mais développée sur des individus sans anthéridies? La membrane de la monospore, la division de son noyau en quatre seraient simplement un commencement de germination; ce

(1) Toutefois, M. Reinke (*Algenflora der Westlichen Ostsee*, etc., 1889, p. 35) dit qu'aussi longtemps que la preuve de l'identité entre l'*Haplospora* et le *Scaphospora* ne sera pas établie, ces deux genres devront rester.

ne serait pas une monospore à quatre noyaux qui sortirait du sporange, mais l'ébauche d'un embryon parthénogénétique. Le fait que M. Reinke a vu dans ses cultures des oosphères non fécondées diviser leur noyau de la même façon, puis continuer à se développer à l'intérieur de l'oogone, vient à l'appui de cette manière de voir. Il y aurait parthénogenèse comme dans le cas du *Cutleria multifida* de Thuret et de Derbès et Solier; l'*Haplospora* serait comparable au *Cutleria* étudié en France, le *Scaphospora* à celui étudié à Naples.

Enfin, tous les *Tilopteris* d'Helgoland étudiés par M. Reinke étaient pourvus uniquement de monosporanges isolés ou sériés. La structure du sporange à l'état jeune, la division ultérieure du noyau en 2 ou 4 ou davantage, l'existence d'une membrane propre, la déhiscence de la monospore, sont autant de faits communs avec l'*Haplospora*. Thuret ne nous a pas renseignés sur l'état interne des monospores du *Tilopteris*, mais comme il dit que les anthéridies lui ont paru beaucoup plus rares que les spores, M. Reinke en conclut cependant qu'il pourrait exister chez le *Tilopteris* des individus sexués et des individus asexués correspondant à l'*Haplospora* et au *Scaphospora*. Il me semble que ces faits se comprennent mieux, dans l'interprétation différente que j'ai donnée plus haut. Quoi qu'il en soit, ces trois genres présentant une très grande conformité de structure, M. Reinke propose de les réunir en un seul; le *Tilopteris* comprendrait alors deux espèces, *T. Mertensii* et *T. globosa*.

En avril 1894, M. Guignard a étudié à Cherbourg les sphères directrices dans le *Tilopteris Mertensii*. Son mémoire est encore inédit, mais il a bien voulu me communiquer les renseignements suivants qui se rapportent étroitement à notre sujet et qui ne s'accordent pas complètement avec les faits publiés par M. Reinke. Sur les exemplaires récoltés par M. Guignard, les anthéridies étaient bien plus rares que les oogones, beaucoup de filaments étaient entièrement femelles, mais il n'en a pas vu qui fussent exclusivement mâles. Dans

aucun cas il n'a vu de membrane autour de l'oosphère, aussi longtemps que celle-ci reste incluse dans l'oogone (1); il n'a jamais observé non plus qu'un seul noyau dans l'oosphère soit avant, soit après sa sortie de l'oogone, bien qu'il ait étudié plusieurs centaines d'oosphères. Nous en concluons donc que le *Tilopteris* ne se comporte pas à Cherbourg comme à Helgoland. C'est encore une divergence à ajouter à toutes celles que nous avons vues précédemment!

Les Tiloptéridées précédentes habitent les mers froides de l'Europe, et le *T. Mertensii*, le plus méridional de tous, n'a pas été rencontré au sud de Brest. En 1878, M. Bornet fit connaître une Tiloptéridée méditerranéenne, en rapportant l'*Ectocarpus geminatus* de Meneghini au genre *Haplospora* (2); plus tard, et pour une raison de priorité, la plante devint *H. Vidovichii* (3). Elle est monosiphoniée et porte des crampons comme l'*Ect. pusillus*. Ses seuls organes de reproduction sont des sporanges monosporés; les grosses spores immobiles ont un seul noyau et l'auteur a fréquemment suivi leur déhiscence et leur germination.

Si l'on étendait à l'*H. Vidovichii* les conclusions de M. Reinke, sa spore à un seul noyau correspondrait donc à l'œuf du *Scaphospora* plutôt qu'à la monospore de l'*Haplospora globosa*.

En février et mars 1894, M. Kuckuck (4) a trouvé à Rovigno l'*H. Vidovichii* pourvu de sporanges monosporés; la disposition du protoplasme et des chromatophores correspondent bien à ce que M. Reinke a décrit pour les autres Tiloptéridées, et il y a un noyau unique comme l'a dit M. Bornet. Avant la déhiscence, la monospore s'entoure d'une mem-

(1) Il est aussi à remarquer que M. Guignard, durant son séjour, n'a pas vu une seule germination à l'intérieur de l'organe.

(2) Bornet et Thuret, *Études phycologiques*, 1878, p. 24.

(3) Bornet, *Note sur quelques* Ectocarpus, *loc. cit.*

(4) P. Kuckuck, *Ueber Schwärmsporenbildung bei den Tilopterideen und über* Choristocarpus tenellus (*Kütz*) *Zan.* (Jahrbücher für wissensch. Botanik, t. XXVIII, 1895).

brane mince, mais nette. Parfois, l'auteur a vu le contenu du sporange se diviser en deux, d'autres fois, germer à l'intérieur du sporange. L'auteur conclut de l'absence d'organes mâles, et de la facilité de la germination, que la plante est asexuée. Mais en avril, M. Kuckuck, quittant Rovigno, réussit à transporter vivantes des cultures jusqu'à Helgoland; elles continuèrent à se développer, et en juin devenaient de longs filaments comme ceux de la forme qui croît naturellement dans les stations abritées, mais ceux-ci portaient à la fois des monosporanges et des sporanges uniloculaires sphériques, à zoospores, fait qui n'avait jamais été observé chez une Tiloptéridée. Les zoospores, au nombre de 24 à 36 dans chaque sporange, sont relativement grosses, possèdent plusieurs chromotophores (15 à 20), et deux cils latéraux sans point rouge. Après avoir nagé quelque temps avec indifférence, elles se fixent à la lame de verre par leur cil antérieur, tournent autour d'un rapide mouvement de manège, puis s'arrêtent pour produire une germination dont l'auteur n'a vu que les premiers stades. Ces zoospores paraissent bien être des corps asexués; mais si l'on tient compte de ce fait que l'*Hapl. Vidovichii*, connu depuis longtemps, et assez fréquemment observé, n'a jamais montré jusqu'ici que des sporanges monosporés, on peut se demander si, dans des conditions tout aussi rarement réalisées que celles de la production des zoosporanges, la plante ne produirait pas des anthéridies comme les autres Tiloptéridées. Et alors les anthérozoïdes se mettraient-ils en rapport avec les zoospores ou avec les monospores?

Quoi qu'il en soit, ce nouveau caractère de l'*Hapl. Vidovichii* paraît suffisant à M. Kuckuck pour justifier sa séparation en un nouveau genre *Heterospora*. Comparant l'appareil végétatif de son *Heterospora* à celui de l'*Ect. pusillus*, M. Kuckuck trouve avec raison beaucoup de points communs entre les deux plantes. De là, il soupçonne que les sporanges uniloculaires de celle-ci, découverts par M. Bornet sans pouvoir affirmer la motilité ou la quiescence de leurs

spores, sont par comparaison des zoospores, mais jusqu'ici c'est une simple supposition. Pour que la comparaison fût valable, il resterait toutefois à trouver des sporanges pluriloculaires chez l'*Heterospora* et des monospores chez l'*Ect. pusillus*.

M. Kuckuck expose dans le même mémoire des faits tout aussi intéressants sur une autre Phéosporée. Il s'agit de l'ancien *Ectocarpus tenellus* de Kützing devenu *Choristocarpus tenellus* avec Zanardini, et étudié par divers auteurs, en particulier par Hauck et par M. Falkenberg. Il paraissait assez bien connu, et actuellement tout est remis en question. On savait de cette plante monosiphoniée, à port d'*Ectocarpus*, que son cloisonnement se fait par la cellule terminale comme dans les *Sphacelaria*, qu'elle possède des sporanges pluriloculaires comme ceux des *Ectocarpus*, et des propagules, divisées en deux transversalement, semblant des bourgeons transformés en organes de reproduction végétative. Zanardini avait comparé ces propagules aux spores souvent bigéminées du *Tilopteris;* Hauck les compare aux boutures de *Sphacelaria* et M. Kjellman place le *Choristocarpus* entre les Ectocarpées et les Sphacélariées.

Or, d'après M. Kuckuck, les propagules uni, bi, et même tricellulaires de *Choristocarpus* ont la même structure protoplasmique que les monospores des Tiloptéridées, avec un noyau pour chaque cellule. Leur structure géminée correspond tout à fait à celle des monospores de l'*Heter. Vidovichii* quand celles-ci se divisent en deux. Mais les exemplaires à propagules possèdent aussi des sporanges uniloculaires, inconnus jusqu'alors. Ils sont cylindriques, un peu renflés en massue, renferment environ 16 grosses zoospores, à la déhiscence desquelles l'auteur n'a pas assisté, mais celles qui circulent dans les préparations, et qui doivent leur être attribuées, sont très semblables à celles de l'*Heterospora*. Quant aux sporanges pluriloculaires, étudiés seulement sur les mêmes conserves alcooliques que celles déjà utilisées par Hauck, leurs spores sont grandes et paraissent correspondre à celles de l'*Ectoc. pusillus;* comme la plante

se trouve dans l'Adriatique, il reste aux algologues méditerranéens à nous renseigner sur leur nature motile ou quiescente.

Nous voyons donc la question des Tiloptéridées se compliquer de plus en plus. Le *Choristocarpus* est monosiphonié comme les Ectocarpées et les Tiloptéridées, s'accroît par sa cellule terminale comme les Sphacélariées, mais ne se colore pas en noir par l'eau de Javelle comme le font celles-ci; M. Kuckuck fait remarquer que les Sphacélariées sont les seules Phéosporées qui possèdent de vraies propagules, et le thalle de l'une d'elles, le *Sphacela*, est monosiphonié (1) par opposition à celui des autres Sphacélariées. Les grosses spores ou propagules uni-trisporées du *Choristocarpus* correspondent bien aux monospores de l'*Heterospora;* elles n'ont qu'un seul noyau comme les oosphères présumées du *Scaphospora*, mais paraissent asexuées comme les monospores uninucléées de l'*Haplospora*. Les sporanges pluriloculaires et uniloculaires ressemblent à ceux de l'*Ectocarpus pusillus*, et ses zoospores sont pourvues de plusieurs chromatophores comme celles de l'*Heterospora*, du *Sphacelaria cirrosa*, du *Pilayella fulvescens*, des *Ectocarpus pusillus* et *virescens*. Le *Choristocarpus* pourrait constituer une petite famille se rapprochant à la fois des Ectocarpées, des Sphacélariées et des Tiloptéridées.

Les travaux récents, tout en augmentant beaucoup nos connaissances sur les Tiloptéridées, creusent donc en même temps de nouvelles lacunes dans l'histoire de leur reproduction. L'observation la plus positive, quant à la sexualité, est encore celle de Thuret sur laquelle on s'appuie pour affirmer l'hétérogamie entre anthérozoïdes mobiles et oosphères immobiles; le desideratum de ses observations n'a pas été comblé, et de nouveaux problèmes se sont posés. Toutefois, les recherches récentes, au lieu de justifier l'éloi-

(1) Reinke, *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Morphologie der Sphacelariaceen*, Pl. II (Bibliotheca botanica, t. V., 1891).

gnement des Tiloptéridées et des Ectocarpées, au point de les séparer par l'ensemble des autres Phéosporées, comme on le voit dans les livres classiques, tendent au contraire à rapprocher étroitement ces deux familles. On verra mieux encore plus loin combien cet éloignement, fondé sur les caractères physiologiques de la reproduction, serait peu justifié, et combien sont faibles, sinon douteuses, les raisons sur lesquelles s'appuie l'isogamie de l'ensemble des Ectocarpées.

IV. — Observations affirmant la sexualité isogame des zoospores des autres Phéosporées.

Les zoospores des sporanges uniloculaires sont souvent considérées comme des éléments asexués, ceux des sporanges pluriloculaires comme des gamètes. Cependant, M. Areschoug (1) a annoncé la sexualité des premières chez le *Dictyosiphon hippuroides*. M. Areschoug reconnaît qu'elles sont incapables de copuler tant qu'elles sont en mouvement, mais trois jours après (*sic!*) il aurait trouvé, au fond du vase renfermant les fragments de *Dictyosiphon* en observation, des zoospores, réunies deux à deux par leur bec, et entourées d'une membrane; chez certaines de ces paires de zoospores, la membrane persistant entre les becs était encore visible; plus tard, la fusion se fait d'une spore avec l'autre. Une pareille fécondation sortirait singulièrement des procédés habituels, et l'on est en droit de se demander si l'observateur s'est suffisamment mis à l'abri des causes d'erreur, et s'il ne s'agit pas là de faits semblables à ceux que M. Areschoug avait déjà interprétés comme des conjugaisons chez l'*Ulva enteromorpha* et qui, d'après MM. Janczewski et Rostafinski (2), ne seraient que des malformations.

(1) Areschoug, *Observationes phycologicæ, particula tertia : De Algis nonnullis scandinavicis et de conjunctione phæozoosporarum* Dictyosiphonidis hippuroidis (Acta Reg. Soc. Scient., série 3e, t. X, Upsal, 1875). Cité d'apres l'analyse de M. Magnus (*Botanische Zeitung*, t. XXXIII, 1875).

(2) *Observations sur quelques Algues*, etc., *loc. cit.*

D'après les observations, d'ailleurs contradictoires, de trois auteurs, M. Gœbel, M. Berthold et M. Reinhardt, qui ont porté sur quatre Phéosporées (*Ectocarpus globifer*, *E. siliculosus*, *Giraudya sphacelarioides* et *Scytosiphon lomentaria*), les zoospores des sporanges pluriloculaires seraient des gamètes à sexualité isogame, et c'est sur elles que doit porter la discussion (1). Ces gamètes ne germent isolément que par parthénogenèse, au même titre que les œufs du *Cutleria*. Voyons quelles sont ces observations.

D'après M. Gœbel (2) (*loc. cit.*, p. 179), il y a chez les *Ectocarpus* et *Giraudya* copulation entre les zoospores des sporanges pluriloculaires lorsque deux de ces organes,

(1) Il n'est pas question ici des observations de M. Reinke (*Ueber die Entwickelung von* Phyllitis, Scytosiphon *und* Asperococcus ; Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, t. XI, 1878) sur les *Phyllitis fascia*, *Scytosiphon lomentaria*, *Asperococcus compressus* et *A. ramosissimus* (ceux-ci à sporanges uniloculaires). M. Reinke a constaté que les zoospores peuvent germer isolément et sans conjugaison. Le *Phyllitis* présente en outre des phénomènes particuliers. Souvent, les zoospores, en passant à la période de repos, se disposent parfois en lame pseudo-parenchymateuse, d'abord d'une seule épaisseur de cellules, puis souvent, au moins vers le milieu, sur plusieurs épaisseurs. Les spores restent au repos quelque temps ainsi serrées l'une contre l'autre, et on en voit certaines augmenter beaucoup de volume. Après une période de repos relativement longue, de ces masses de spores, un petit nombre seulement germent en plantules, et M. Reinke se demande, sans rien affirmer d'ailleurs, s'il n'y aurait pas, pendant cette période de repos, imprégnation de certaines cellules par une matière fécondante venant de leurs voisines, de sorte que, seules, celles fécondées germeraient? Cela ne paraît guère probable. L'auteur ne donne pas de détails sur la manière dont les zoospores se réunissent en lame; il serait intéressant de savoir si elles ont pour origine une association de cellules aussi nette que celle que j'ai signalée chez l'*Ectocarpus tomentosus* (*Note sur* l'Ectocarpus tomentosus *Lyngbye ;* Journal de Botanique t. IX, 1895), mais dans le cas de l'*E. tomentosus* toutes les spores germent. Enfin, d'après M. Reinke, des zoospores isolées du *Phyllitis* qui germent près l'une de l'autre enroulent leurs filaments de germination en tire-bouchon, forment un peloton plus ou moins volumineux, et certaines cellules de ces filaments peuvent transformer leur contenu en une « spore secondaire » capable elle-même de germination. D'après ce que nous avons vu à propos des Cutlériées, la seule apparition de ces spores secondaires doit nous mettre en garde contre les résultats exposés plus haut. Les figures 5 et 6 de la planche IV des *Études phycologiques* nous montrent au contraire que les zoospores du *Phyllitis cæspitosa* se comportent comme celles des autres Phéosporées.

(2) Gœbel, *Zur Kenntniss einiger Meeresalgen* (Botanische Zeitung, t. XXXVI, nos 12 et 13, 1878).

voisins, se vident simultanément. L'*Ectocarpus* étudié est l'*E. globifer* (1). Si un sporange isolé se vide, les zoospores, après avoir nagé pendant environ une demi-heure, s'arrêtent, s'arrondissent, et s'entourent d'une membrane. Si deux sporanges au voisinage immédiat se vident simultatanément, les zoospores se recherchent avant d'avoir atteint toute la vivacité de leurs mouvements, s'appliquent l'une contre l'autre deux à deux par l'extrémité qui porte les cils, et leur fusion commence par cette extrémité. Si la déhiscence n'est pas tout à fait simultanée, une zoospore en mouvement, qui rencontre au sommet d'un sporange un amas de zoospores qui n'ont pas encore déroulé leurs cils, s'approche de l'une d'elles par ses cils et se fusionne rapidement avec elle comme précédemment. Le mouvement en commun peut continuer jusqu'à la fusion complète. L'auteur fait ressortir la ressemblance entre ces procédés de copulation et ceux que Dodel a publiés sur l'*Ulothrix*. Comme dans l'*Ulothrix* aussi, beaucoup de zoospores se rapprochent l'une de l'autre par leurs cils, mais sans se fusionner, et s'écartent ensuite. Enfin, l'auteur a vu un troisième mode de copulation chez l'*E. globifer :* la partie antérieure incolore d'une zoospore se fusionne avec la partie postérieure colorée d'une autre zoospore (2). Cette variabilité dans le phénomène indiquerait à coup sûr une sexualité peu différenciée. M. Gœbel ajoute qu'il n'a pas toujours réussi à voir les doubles points rouges, et encore moins les cils, dans les

(1) Il est nommé *E. pusillus* dans le mémoire de M. Gœbel, mais M. Bornet (*Note sur quelques* Ectocarpus; Bull. Soc. bot. de France, t. XXXVIII, 1891) a montré qu'il y avait eu méprise dans la détermination, et que l'espèce en question est l'*E. globifer*.

(2) M. Gœbel, prévoyant la même objection que celle faite par MM. Janczewski et Rostafinski à M. Areschoug au sujet de l'*Ulva enteromorpha*, spécifie qu'il ne s'agit pas là de monstruosités, mais qu'il a suivi tous les stades du phénomène (*loc. cit.*, p. 183). Nous verrons cependant que c'est bien comme des monstruosités que doivent être considérées les conjugaisons de M. Gœbel; ses observations ont été faites dans de mauvaises conditions, puisqu'il n'a pas réussi à voir les germinations, et la température trop élevée qu'il invoque est une raison insuffisante, car on sait que les cultures vont plus vite en été qu'en hiver.

divers stades de la formation des zygospores; il n'a obtenu dans ses cultures la germination d'aucune de celles-ci, ce qui pourrait tenir, dit-il, à la température trop élevée à cette époque (en juillet à Naples). Enfin, dans les gazons de la plante, il a trouvé des germinations qu'il attribue (?) à des zoospores et non à des zygospores, car elles étaient en tout semblables aux germinations de zoospores non sorties des sporanges, et qui, par conséquent, n'avaient pu recevoir la fécondation.

Quant au *Giraudya sphacelarioides* « aucune Algue peut-être ne laisse aussi bien voir la copulation des zoospores » (*loc. cit.*, p. 198), car les sporanges étant réunis en sores, il y en a toujours plusieurs qui se vident simultanément; la copulation est identique à celle de l'*E. globifer*, mais l'auteur n'a pas davantage observé la germination des zygospores.

M. Berthold (1) a fait ses observations à la station de Naple, comme M. Gœbel, et naturellement il a cherché à vérifier ses résultats. Pendant les mois de mai et de juin, il a dépensé, dit-il, beaucoup de temps et de peine inutilement pour voir la copulation chez le *Giraudya sphacelarioides;* les sporanges se sont fréquemment vidés devant lui, mais sans que jamais les zoospores copulent. M. Berthold a trouvé aussi à la même époque l'*E. globifer* en abondance; il a bien souvent observé la sortie des zoospores, mais sans jamais en voir copuler. Toutefois, dit l'auteur, il n'est pas rare de rencontrer des dispositions de zoospores correspondant exactement à celles que M. Gœbel décrit comme des zygotes, en triangle ou en cœur, mais seulement avec deux cils et un seul point rouge; la fusion peut aussi se faire entre une extrémité antérieure et une extrémité postérieure. Mais, en observant avec soin, on voit ces figures sortir toutes formées de sporange; ce sont des monstruosités; elles proviennent de la division incomplète de la masse protoplasmique à l'in-

(1) G. Berthold, *Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phæosporeen* (Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel, t. II, 1881).

térieur du sporange. Il n'y a donc pas de conjugaison chez le *Giraudya* ni chez l'*E. globifer!* (1)

Par contre, M. Berthold a observé cette conjugaison, chez l'*Ectocarpus siliculosus;* elle se fait d'après un procédé inconnu jusque-là chez les Algues. Si, à l'aide d'une pipette, on prend un peu de l'eau dans laquelle on a disposé des branches d'*E. siliculosus* et qu'on l'examine en goutte suspendue, on assiste, après une minute à peine, à une différenciation des zoospores en gamètes mâles et femelles, bien qu'extérieurement elles restent semblables entre elles. On voit une zoospore venir se fixer sur le bord de la goutte par son cil antérieur, lequel se rétracte progressivement, puis le cil postérieur disparaît; c'est une zoospore femelle susceptible dans cet état d'être fécondée. Les zoospores mâles accourent de toutes parts, et il y en a souvent plus d'une centaine qui se disposent en une sorte de peloton autour de la femelle, le cil antérieur de chacune contre la partie postérieure de celle-ci; l'une d'elles, par l'intermédiaire de son cil antérieur se fusionne avec l'oosphère déjà fixée; la conjugaison est opérée au bout d'une minute, le volume total est le double de chacune des zoospores (2) et

(1) Quelques années avant les observations de M. Gœbel, M. Reinke (*Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Cutleriaceen, loc. cit.*, p. 82, et Pl. XI, fig. 18) dit avoir plusieurs fois observé des zoospores de l'*Aglaozonia reptans* nageant accouplées, mais que le phénomène provenait d'une séparation incomplète des protoplasmes et non d'une copulation. Ses figures rappellent singulièrement celles de M. Gœbel. J'ai observé la même chose chez le *Pilayella fulvescens* (Note sur l'*Ectocarpus* (*Pilayella*) *fulvescens* Thuret; Journal de Botanique, 1896). Les résultats annoncés par M. Gœbel paraissent donc bien dus à une erreur d'interprétation.

(2) Ce fait que le volume total de la zygospore est le double de celui de chacune des zoospores ne peut, il me semble, être invoqué ni pour, ni contre l'interprétation d'une véritable conjugaison. D'après M. Van Tieghem (*Traité de Botanique*, p. 575), « la conjugaison est caractérisée par la contraction des protoplasmes et la fusion des noyaux », par opposition au phénomène purement végétatif de l'anastomose qui « a lieu entre cellules équivalentes qui s'ajoutent sans contraction, en conservant leurs noyaux distincts ». En établissant ce caractère synthétique de la conjugaison, le savant auteur du *Traité de Botanique* a probablement généralisé certains cas, comme celui des Conjuguées, où la contraction est aussi évidente que nécessaire, puisque deux contenus protoplasmiques doivent s'ajouter dans

les chromatophores restent séparés. Dans une même goutte suspendue, on verrait, d'après M. Berthold, le phénomène se produire plusieurs centaines de fois.

Si un gamète femelle n'est pas fécondé, il s'arrondit, s'entoure d'une membrane, et vingt-quatre à quarante-huit heures après commence à germer par parthénogenèse. Les gamètes mâles sans emploi sont nombreux ; une partie d'entre eux meurt et se décompose, une autre partie se comporte comme les gamètes femelles stériles, mais périssent après une courte germination (1).

Les germinations d'œufs fécondés donnent des plantes vigoureuses, qui portent des sporanges uniloculaires et pluriloculaires; les germinations parthénogénétiques donnent uniquement des sporanges pluriloculaires.

Enfin, M. Berthold a observé chez le *Scytosiphon lomentaria* des phénomènes exactement comparables à ceux de l'*E. siliculosus*, mais ils y sont moins fréquents.

On voit le rapport entre l'*E. siliculosus* et le *Cutleria;* d'un côté comme de l'autre, le gamète femelle s'arrête et s'arrondit avant de subir la fécondation, mais dans le *Cutleria*, celle-ci se fait en un point déterminé, correspondant au bec incolore, et dans l'*E. siliculosus* et le *Scytosiphon* en un point non déterminé. Jusqu'ici, ce mode de fécondation est unique

un espace primitivement réservé à un seul. Mais il ne me paraît pas prouvé que ce criterium s'applique à tous les cas de conjugaison, particulièrement à celle entre gamètes libres; lorsque les éléments sexuels sont de volume très différent, la contraction ne pourrait être constatée ; j'ai cherché sans la trouver, dans les mémoires de quelques-uns des auteurs qui ont décrit une conjugaison entre zoospores, la mention d'une contraction de la zygospore. M. A. Dodel dans son mémoire bien connu sur l'*Ulothrix zonata* (Jahrbücher fur wissenschaftliche Botanik, t. X, 1876), mentionne en effet, qu'après la copulation, les zygospores augmentent de densité et tombent au fond du vase, mais il ajoute que le phénomène est le même pour les microzoospores qui ne se conjugent pas (*loc. cit.*, p. 506). M. Delage, il est vrai, dit bien aussi dans son livre sur *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité* (p. 118) que la conjugaison s'accompagne d'une contraction, mais il s'est apparemment plus inspiré du Traité de M. Van Tieghem que des mémoires originaux.

(1) Il ne doit pas toujours être bien facile de savoir si des gamètes de sexualité aussi peu différenciée, qui ne se conjugent pas, sont mâles ou femelles.

parmi les Algues. On le trouve cité et décrit dans les livres classiques qui ont à traiter de la reproduction de ces plantes. Nous devons dire cependant que, s'il n'a pas été confirmé, il a du moins été contredit et nié.

M. Reinhardt (1), en effet, a observé aussi la copulation des zoospores des sporanges pluriloculaires de l'*Ectocarpus siliculosus*. D'après cet auteur, elle ne se fait pas comme l'a indiqué M. Berthold, mais suivant le procédé décrit par M. Gœbel pour l'*E. globifer* et le *Giraudya*. Ce sont des gamètes qui ne se distinguent nullement des zoospores des sporanges uniloculaires, et, comme celles-ci, germent facilement sans fécondation. « Leur caractère sexuel n'est donc pas encore fixé et ils se comportent tantôt comme éléments sexués, tantôt comme éléments asexués. »

Il n'est pas inutile de faire remarquer au lecteur non familiarisé avec les plantes dont il s'agit que, si les variétés de l'*Ectocarpus siliculosus* sont parfois fort délicates à reconnaître, l'espèce elle-même est bien caractérisée, et qu'il paraît impossible que les auteurs précédents (Thuret, Janczewski et Rostafinski, Berthold, Reinhardt), dont les observations concordent si mal, aient commis une méprise dans sa détermination. Enfin M. Kuckuck (2) qui, comme élève de M. Reinke, paraissait bien préparé à étudier ces phénomènes de la fécondation, et qui dernièrement a fait une monographie de l'*E. siliculosus* et de quelques espèces voisines qui croissent à Kiel, dit que les zoospores des sporanges pluriloculaires ont particulièrement attiré son attention, et spécifie (*loc. cit.*, p. 36) qu'il les a toujours vues se comporter comme des organes asexués et germer sans copulation.

Enfin, nous devons à Mlle Karsakoff (3) des observations

(1) L. Reinhardt, *Ueber die Phæosporeen der Sewastopolschen (Krim) Bucht* (Communication originale in Botanisches Contralblatt, t. XVIII, 1884).

(2) P. Kuckuck, *Beiträge zur Kenntniss einiger* Ectocarpus- *Arten der Kieler Föhrde* (Tiré à part du Botanisches Centralblatt, t. XLVIII, 1891).

(3) N. Karsakoff, *Quelques remarques sur le genre* Myriotrichia (Journal de Botanique, t. VI, 1892).

qui viennent à l'encontre des précédentes; les *Myriotrichia* sont voisins des *Ectocarpus* et comme tels sont classés parmi les Phéosporées se reproduisant par une isogamie à gamètes mobiles. On leur connaissait des sporanges uniloculaires et pluriloculaires. D'après l'auteur, ces derniers sont de deux sortes, les uns, petits, contiennent généralement 4 zoospores assez grandes, les autres, plus grands, contiennent 6 à 12 zoospores plus petites. Parfois, mais seulement dans des conditions anormales (eau trop chaude, éclairage trop intense,... etc.). Les zoospores sortent géminées; on rencontre même des monstres à 3, 4 et même 6 points rouges. Mais dans les conditions ordinaires, les zoospores sont simples et n'ont qu'un point rouge. « Les zoospores à un point rouge étant la règle, on peut en conclure que, lorsqu'au bout d'un certain temps, on trouve, dans une préparation où l'on n'a vu sortir que des zoospores normales, un nombre plus ou moins grand de zoospores doubles à 2 points rouges. celles-ci doivent provenir d'une conjugaison » (*loc. cit.*, p. 7 du tiré à part). Si c'était là l'unique raison donnée par l'auteur à l'appui de ses affirmations, elle serait peut-être insuffisante. La copulation n'a jamais lieu entre gamètes de même taille, mais elle est fréquente entre un grand et un petit. « Pendant deux ou trois heures, les gamètes mis en liberté, grands et petits, nageaient en tous sens. Puis, peu à peu, ils commençaient à perdre leur mobilité, et à se rapprocher en paires, une grande zoospore avec une petite, sous la lamelle. » La fusion se fait par des points quelconques. L'auteur ne dit rien sur le sort des cils, et ses dessins ne les montrent pas, même sur les premiers stades de la copulation. Il y aurait donc conjugaison hétérogamique. L'œuf germe facilement. Les zoospores des sporanges uniloculaires sont plus petites que les précédentes, et ne participent jamais à une conjugaison.

V. — La sexualité dans quelques livres classiques.

Dans son étude générale sur les Algues, M. Falkenberg (1) rappelle à plusieurs reprises les observations de M. Gœbel et de M. Berthold, mais il a soin de faire remarquer qu'une généralisation de leurs résultats, appliquée à toutes les Phéosporées à sporanges pluriloculaires, serait prématurée et pour le moment tout à fait inadmissible (*loc. cit.*, p. 220), et qu'ils doivent seulement engager à entreprendre de nouvelles recherches dans la même direction. La forme comparable des zoospores dans tout le groupe des Phéosporées ne prouverait pas l'homogénéité du groupe, et celui-ci pourrait, dans l'avenir, être scindé en un certain nombre de familles d'importance égale à celle des Fucacées ou tout au moins des Cutlériacées (*loc. cit.*, p. 217).

La prudente réserve de M. Falkenberg n'a pas toujours été imitée par les auteurs qui ont eu à traiter des caractères généraux des Algues, bien que, depuis cette époque, à part les affirmations de M. Reinhardt, aucune observation n'ait été publiée à l'appui de l'isogamie des Phéosporées.

C'est ainsi que M. Kjellman, auquel nous sommes redevables d'un ouvrage fort complet sur les Algues brunes (2), paraît avoir abusé, pour l'ensemble des Phéosporées, du terme gamétange, opposé à celui de sporange. Le savant suédois reconnaît l'ignorance où nous sommes de la vraie nature des corps reproducteurs mobiles, et, attachant une importance égale aux fait énoncés par M. Gœbel, M. Berthold et M. Areschoug, il se donne par suite tort à lui-même, dans le choix des dénominations qu'il emploie. Les corps mobiles des organes pluriloculaires sont des planogamètes, car « *dans quelques cas* » on les a vus copuler, mais, comme

(1) P. Falkenberg, *Die Algen im weitesten Sinne*, in Schenck, *Handbuch der Botanik*, Breslau, 1881.

(2) Kjellman, *Phæophyceæ*, in Engler et Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 1891.

« *toute une série de recherches* » montre qu'ils peuvent germer sans copulation, l'auteur admet que les choses ne se passaient pas de même autrefois et que ces gamètes ont perdu leur sexualité; cependant, ils sont quand même des planogamètes contenus dans des gamétanges. Les sporanges uniloculaires seraient des organes asexués, mais leur présence n'entraînerait pas une alternance nécessaire de génération semblable à celle que MM. Reinke et Falkenberg ont rendue bien probable chez les Cutlériacées, puisque, parfois, les deux sortes d'organes reproducteurs se rencontrent simultanément sur un même individu. Comme, d'autre part, M. Kjellman admet l'exactitude des observations de son compatriote M. Areschoug sur le caractère sexuel des zoospores du *Dictyosiphon*, il reconnaît que le nom de sporanges, sous lequel il désigne les organes uniloculaires, ne peut avoir qu'un caractère provisoire (*loc. cit.*, p. 180). Ces termes gamétanges et sporanges, se retrouvent dans le cours de l'ouvrage à propos de chaque famille, et M. Flahault (1) (*loc. cit.*, p. 71) a déjà protesté contre cet abus, en montrant le danger d'accorder un sens provisoire à des termes qui en ont un bien précis, et de donner *à priori* la solution d'un problème. De plus, il me semble que si, à l'exemple de M. Kjellman, on admet comme également justes les observations sur la fécondation relatées dans le précédent chapitre, et si, d'autre part, on tient à faire une théorie pour expliquer le peu de fréquence de cette fécondation, on pourrait tout aussi bien adopter une explication exactement inverse. La rareté de la copulation ne prouverait pas que les Phéosporées ont perdu leur sexualité, mais qu'elles sont en train de l'acquérir; si cette copulation s'effectue de façons différentes et avec tant d'intermittences c'est que la manière dont elle se fera dans l'avenir n'est pas encore fixée; les plantes se livrent pour le moment à des essais! Avouons que des observations bien concordantes seraient autrement plus instructives et plus satisfaisantes

(1) C. Flahault, *Revue des travaux sur les Algues* (Tiré à part de la Rev. gén. de Botanique, t. V, 1893).

que ces explications provisoires. Pourquoi, puisqu'il y a doute, ne pas conserver en attendant les anciens noms de Thuret qui, jusqu'ici tout au moins, sont bien plus d'accord avec les faits?

M. Van Tieghem s'en tient, dans son *Traité de Botanique* (2e édition, p. 1286) aux phénomènes décrits par M. Berthold et M. Gœbel, et conclut : « Beaucoup d'autres Phéosporées sont pourvues de ces gamétanges pluriloculaires,... on est donc fondé à croire que les œufs s'y forment par isogamie comme dans les quatre exemples précédents. » Et de fait, l'auteur, séparant les Cutlériées et les Tiloptéridées, comprend toutes les autres Phéosporées dans son groupe caractérisé par une « isogamie à gamètes mobiles »; c'est-à-dire quelques centaines d'espèces parmi lesquelles toutes les Laminaires, chez lesquelles on n'a vu jusqu'ici que des sporanges uniloculaires.

Dans un livre comme le précédent, destiné à des étudiants, cette manière de faire a cependant pour excuse qu'il est difficile d'établir des groupes trop nombreux, fatiguant la mémoire, et dissimulant les affinités vraies ou supposées. Mais il en résulte que dans les ouvrages de biologie, écrits par des savants qui ne se sont pas occupés spécialement des Algues, on ne trouve même plus les restrictions éclectiques de M. Kjellman, mais simplement des affirmations. Ainsi, M. O. Hertwig (1) décrit les phénomènes observés par M. Berthold comme se trouvant soit « chez l'espèce d'Algue appelée *Ectocarpus* » (*loc. cit.*, p. 276), soit « chez certaines *espèces de Phéosporées* » (*loc. cit.*, p. 267). Et on lit dans le traité de M. Y. Delage (2) : « Chez les *Ectocarpus*, *Giraudya*, *Scytosiphon*, l'une des zoospores se caractérise comme femelle par le fait qu'elle se fixe par un de ses flagellums et rétracte l'autre dans son corps protoplasmique » (*loc. cit.*, p. 120); c'est-à-dire que les genres auxquels appartiennent les quatre

(1) O. Hertwig, *La cellule et les tissus*, traduit par Julin, Paris, 1894.
(2) Yves Delage, *Structure du Protoplasma, Hérédité, Biologie générale*, Paris, 1895.

espèces qui ont fourni les observations contradictoires relatées précédemment, sont présentées au lecteur comme formant un ensemble bien défini et bien caractérisé par des phénomènes identiques de reproduction. Nous sommes loin de la réalité.

VI. — État actuel de la question.

On a vu combien les observations affirmant la sexualité des zoospores sont peu concluantes par leur absence de concordance. Il faut avouer cependant que les descriptions de l'*E. siliculosus* et du *Scytosiphon* sont données par M. Berthold avec une telle précision et de tels détails, qu'il est difficile de supposer une erreur de sa part. Mais, il devient peu compréhensible que des phénomènes qui, d'après l'auteur, sont si faciles à vérifier, n'aient jamais été revus depuis, ni chez les espèces en question, ni chez aucune autre Phéosporée. M. de Janczewski n'a pas pu les retrouver chez le *Scytosiphon*, et ne croit pas à leur existence (1). M. Kuckuck ne les a obtenus ni chez l'*E. siliculosus*, ni chez les espèces voisines (*loc. cit.*, p. 35 et 36), et récemment, il a de nouveau protesté contre l'abus que font les auteurs de l'appellation « gamétange » (2). En 1894, j'ai suivi les zoospores de l'*E. tomentosus* sans les voir jamais copuler (3); durant l'été de 1895, j'ai

(1) « Quelques botanistes croyaient avoir trouvé la sexualité des Phéosporées dans la fusion de leurs zoospores, mais ces idées reposent sur des observations mal interprétées ou trop peu décisives pour dissiper les doutes si justement soulevés à cet égard. Les milliers de zoospores du *Scytosiphon lomentaria*, *Colpomenia sinuosa*, *Ectocarpus Sandrianus* et *E. simpliciusculus*, que nous avons récemment examinées avec toute la précision nécessaire et cultivées en cellule en les contrôlant de la manière la plus rigoureuse, germaient parfaitement sans jamais présenter la plus légère tendance à la copulation. » (*Note sur la fécondation du* Cutleria adspersa, p. 223; Ann. Sc. natur., 6e série, t. XVI, 1883.)

(2) P. Kuckuck, *Ueber Schwärmsporenbildung bei den Tilopterideen und über* Choristocarpus tenellus (Jahrb. für wissenschaft. Botanik, t. XXVIII, 1895, p. 309).

(3) C. Sauvageau, *Note sur* l'Ectocarpus tomentosus *Lyngbye* (Journal de Botanique, t. IX, 1895). On sait que dans le cas particulier de cette espèce, les zoospores, en passant à l'état de repos, se réunissent en une lame.

observé la déhiscence des sporanges pluriloculaires de plusieurs espèces : *E. virescens* (1), *E. fasciculatus*, *E. irregularis*, *E. confervoides*. *E. simplex* (ou une espèce voisine), *E. secundus*, *E. Hincksiæ*, et pour quelques-unes j'ai mélangé des branches appartenant à des individus différents, qui ont donné des déhiscences simultanées, mais je n'ai jamais réussi à obtenir de copulation; d'ailleurs, le plus grand nombre de ces zoospores germent d'elles-mêmes. Ceci confirme les anciennes observations de Thuret. Étant donné l'intérêt du sujet, il est bien probable que plus d'un algologue a également cherché à répéter les expériences de M. Berthold, et un résultat favorable n'eût pas manqué d'être publié. Je tiens de M. Bornet, en particulier, qu'il a souvent établi des cultures dans ce sens, sans jamais obtenir autre chose que des germinations sans fécondation.

Si une plante possède deux sortes d'éléments reproducteurs comparables, les uns asexués, les autres à sexualité isogame, il est assez normal que les premiers aient un volume plus grand que les seconds. Or, chez les Phéosporées ce serait l'inverse; on a vu plus haut (p. 226) que, d'après Thuret, et dans le cas général, les éléments qui proviennent des sporanges pluriloculaires sont un peu plus grands que ceux des sporanges uniloculaires; on retrouve la même affirmation dans les *Études phycologiques*, par exemple, à propos de l'*Elachistea pulvinata* (*loc. cit.*, p. 18).

Et enfin, comme le seul point sur lequel s'accordent les précédents auteurs, c'est en somme que les zoospores des sporanges pluriloculaires peuvent germer isolément, il en résulterait, si on leur accorde la sexualité, que la parthénogenèse est chez elle le cas ordinaire et normal.

Que conclure de tout cela, sinon qu'il y a peu de questions en botanique aussi embrouillées, peu qui mériteraient mieux des détails explicatifs au lieu d'une généralisation trop hâtive ? Et en présence d'affirmations aussi contradictoires,

(1) C. Sauvageau, *Sur* l'Ectocarpus virescens *Thuret, et ses deux sortes de sporanges pluriloculaires* (Journal de Botanique, t. X, 1896).

dire que la fécondation isogamique ne s'opère pas plus souvent, parce que la sexualité d'autrefois tend à disparaître chez les plantes actuelles, c'est évidemment se payer de mots. Et ceci est d'autant plus vrai, que l'isogamie par les sporanges pluriloculaires, si elle existe, n'est pas, au moins pour certaines espèces, le seul mode possible de reproduction sexuée, puisqu'il existe des anthéridies.

L'existence des anthéridies des vraies Phéosporées fut signalée pour la première fois par M. de Janczewski (1), d'après les observations de Thuret plus de trente ans après la découverte de leurs zoospores, et elles furent décrites seulement en 1878, par M. Bornet (2). Il s'agit d'ailleurs uniquement de deux espèces d'*Ectocarpus* : *E. secundus* où les anthéridies, en forme de sac simple, se rencontrent sur les mêmes filaments que les sporanges, et *E. Lebelii* où les anthéridies sont cloisonnées en logettes et se rencontrent sur les mêmes filaments, ou plus souvent dans les mêmes touffes que les sporanges. Les corpuscules mobiles qui en sortent, chez l'une et chez l'autre espèce « et dont la ressemblance avec les anthérozoïdes des *Fucus* est tellement complète que

(1) De Janczewski, *Accroissement du thalle des Phéosporées* (*loc. cit.*, p. 104). — L'espèce appelée *E. simpliciusculus* par M. de Janczewski est très probablement l'*E. Lebelii* Crouan. — Pringsheim avait cru, longtemps avant, découvrir les anthéridies chez les Sphacélariées (*Ueber die Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsactes*, 1855 ; in Gesammelte Abhandlungen, 1895, t. I, Pl. I, fig. 25). Il a décrit chez le *Sphacelaria tribuloides* et le *Cladostephus spongiosus* des anthéridies et des anthérozoïdes qu'il a même comparés à ceux du *Fucus* et du *Cutleria*; les anthéridies sont des cellules renflées, terminales sur des rameaux, à l'intérieur desquelles elles prennent une paroi propre qui s'ouvre à l'extérieur par un tube. Il a reconnu plus tard, à propos du *Sphacelaria olivacea* (*Ueber den Gang der morphologischen Differenzirung in der Sphacelarien-Reihe*, 1873 ; in Gesammelte Abhandlungen. t. I, 1895, p. 395, Pl. XXVI et XXVII), que, comme Thuret le soupçonnait (*Liste des Algues marines de Cherbourg*, de Le Jolis, p. 22), il s'était trompé, et que ces anthéridies n'étaient que les cellules terminales envahies par une Chytridinée. Ce qui explique l'erreur de Pringsheim, c'est qu'à cette époque on discutait sur le point de savoir si la grosse cellule terminale ou *Sphacela* servait à la reproduction de la plante ou à son accroissement en longueur (Voy. Derbès et Solier, *Mémoire sur quelques points*,.. etc., *loc. cit.*).

(2) Bornet et Thuret, *Études phycologiques*, p. 24.

nous n'avons pu apercevoir entre eux la plus minime différence, remplissent probablement les même fonctions; mais jusqu'ici la réalité de ces fonctions n'a pas été prouvée par l'observation directe » (*loc. cit.*, p. 24).

L'annonce de l'existence des anthéridies chez ces *Ectocarpus* signifiait que l'histoire des Phéosporées n'est pas aussi connue qu'on le croyait, que les organes mâles doivent être cherchés chez les autres espèces, et que des organes femelles encore inconnus doivent leur correspondre, autrement dit que ces plantes ont une reproduction sexuée, qui s'exerce seulement rarement et dont il serait, par cela même, d'autant plus intéressant de pénétrer le secret. Mais il est curieux de remarquer qu'aucun compte n'en a été tenu; les auteurs des livres classiques, qui rapportent les observations des deux auteurs allemands, font le silence le plus complet sur l'existence des anthéridies, comme si la présence de ces organes troublait les généralisations et compliquait inutilement l'exposé des phénomènes de la reproduction. On a même, paraît-il, « insinué que ces anthéridies étaient des cellules déformées par des parasites » (1).

C'est pourquoi M. Bornet est revenu à la charge et s'est proposé d' « établir que la reproduction des *Ectocarpus* n'est ni aussi simple, ni aussi uniforme qu'on la représente » (2). Les *Études phycologiques* étant trop sobres de détails sur les anthéridies de l'*Ect. secundus*, l'auteur les a décrites à nouveau, les a figurées à côté des sporanges pluriloculaires et a figuré aussi les anthérozoïdes et les zoospores. Jusqu'ici ces organes n'ont été trouvés que rarement. M. Bornet dit, en effet, que M. de Janczewski paraît être le seul à les avoir observés après lui (à Cherbourg, en juin 1873). J'ai fait un séjour assez long l'été dernier sur les côtes de l'Océan. A Guéthary, durant ma première excursion le 26 juil-

(1) Cité d'après Farlow, *The Marine Algæ of New-England*, p. 68 (Extracted from the report of the U. S. commissioner of fish and fisheries for 1879, Washington, 1891).

(2) Ed. Bornet, *Note sur quelques* Ectocarpus (Bull. Soc. bot. de France, t. XXXVIII, 1891).

let, j'ai trouvé l'*E. secundus* assez abondant sur les vieilles frondes de *Saccorhiza bulbosa*, il était pourvu de sporanges pluriloculaires et d'anthéridies; j'en ai conservé une préparation, mais le temps m'a manqué pour faire plus que cette constatation. Les jours suivants, la marée moins forte ne permettait pas d'arriver jusqu'à la zone à *S. bulbosa*, et quand les marées redevinrent favorables, l'*E. secundus* existait toujours aussi abondant et recouvert de sporanges pluriloculaires, mais il me fut impossible de retrouver une seule anthéridie; j'ai ensuite bien souvent recueilli cette espèce à Guéthary, à San Vicente de la Barquera, à Gijon, à La Corogne, jusqu'en novembre suivant, mais toujours dans ce dernier état. Des exemplaires que j'ai recueillis à Biarritz en février et mars 1894 n'avaient aussi que des sporanges pluriloculaires. — C'est à Biarritz que Thuret découvrit les anthéridies de l'*E. Lebelii;* j'ai récolté cette espèce à San Vicente de la Barquera et à Gijon sur le *Cystosira ericoides*, avec des anthéridies sur les mêmes touffes que les sporanges pluriloculaires. La plupart des exemplaires portaient seulement des sporanges, et je ne me suis aperçu de la présence des anthéridies qu'à mon retour, sur des conserves alcooliques. La forme extérieure et la dimension de ces deux sortes d'organes sont tout à fait les mêmes, mais les divisions du contenu sont environ deux fois plus étroites et deux fois moins hautes, dans les anthéridies que dans les sporanges, de sorte qu'on les reconnaît au premier coup d'œil.

Enfin, c'est encore M. Bornet (1) qui a fait connaître l'existence d'anthéridies chez une troisième espèce, l'*Ect. fenestratus*.

M. Batters (2) est le premier auteur qui ait tenu compte des anthéridies et ait cherché à en tirer la conséquence,

(1) Ed. Bornet, *Note sur l'*Ectocarpus fenestratus *Berk.* (Annals of Botany, t. VI, 1892, p. 148).

(2) E. A. Batters, *On the necessity for removing* Ectocarpus secundus *Kütz. to a new genus* (Grevillea, t. XXI, 1893, p. 85).

sans d'ailleurs apporter d'observations nouvelles. Pour lui, chez les vrais *Ectocarpus* (toujours d'après le mémoire de M. Berthold sur l'*E. siliculosus*), les gamètes des sporanges pluriloculaires se conjuguent entre eux et sont sexués, tandis que, selon toute vraisemblance, les sporanges uniloculaires sont asexués. Le nouveau genre *Giffordia*, créé par M. Batters, comprend les *E. secundus*, *Lebelii*, *fenestratus*, munis de sporanges mâles à très petits éléments, ou anthéridies, et d'autres sporanges, pluriloculaires, à éléments plus gros, qui pourraient bien être des oogones, et que M. Batters appelle en effet oogones. On n'a pas vu la fécondation se produire, il est vrai, mais elle est probable (1).

Cette division en *Ectocarpus* et *Giffordia*, qui a le mérite de tenir compte des anthéridies, me paraît toutefois prématurée et insuffisamment caractérisée; elle sépare des espèces et en réunit d'autres, dont les affinités semblent cependant toutes différentes. Il paraît bien difficile, en effet, de séparer l'*E. secundus* de l'*E. Hincksiæ* et surtout de l'*E. granulosus* ou de séparer l'*E. Lebelii* des *E. simplex*, *E. globifer*, *E. cæspitulus*, et cependant, pourquoi ferait-on de ceux-ci des *Giffordia*, puisqu'on n'y a jamais signalé d'anthéridies? En outre, les anthéridies de l'*E. secundus* sont

(1) J'ai dit plus haut (p. 261) que j'ai obtenu facilement la germination des zoospores des sporanges pluriloculaires de l'*E. secundus;* elles ne se conjugent point entre elles; elles n'ont pas subi non plus l'action des anthérozoïdes qui, à cette époque, n'existaient plus. M. de Janczewski disait de ces sporanges (*Note sur la fécondation du* Cutleria adspersa, etc., *loc. cit.*, p. 224) : « Leur analogie avec les sporanges femelles des Cutlériées est évidente; il reste seulement à savoir si les spores mobiles qui s'en échappent possèdent la faculté de germer sans fécondation préalable. Si cette faculté leur manquait, l'*E. Lebelii* et l'*E. secundus* ressembleraient totalement aux Cutlériées; si elle leur était propre, nous aurions un nouvel exemple de parthénogenèse, qui est aussi très probable pour le *Cutleria multifida* de l'Océan. » Le désideratum de M. de Janczewski est donc comblé, mais il le serait d'une manière plus définitive si j'avais pu faire mes observations sur les exemplaires possédant à la fois des sporanges pluriloculaires et des anthéridies. Je dois dire toutefois que rien, en apparence, ne distingue les sporanges pluriloculaires de l'*E. secundus*, quand ils sont les seuls organes de reproduction portés par la plante, ou lorsqu'ils sont voisins des anthéridies. Ce qui est valable pour un cas doit être valable aussi pour l'autre.

des sacs sans aucune cloison transversale; ils pourraient donc être morphologiquement homologues des sporanges uniloculaires encore inconnus chez cette espèce (1). D'autre part, les anthéridies de l'*E. Lebelii*, de même forme que les sporanges pluriloculaires, sont cloisonnés comme eux. Or, le caractère du cloisonnement de cet organe a son importance morphologique. Le nouveau genre *Giffordia* est donc trop artificiel, ses deux espèces ne se ressemblent ni par l'appareil végétatif, ni par la structure des anthéridies ; ou bien il ne peut être admis, ou bien il doit être au moins dédoublé (2).

(1) Je ne veux pas dire que les anthéridies de l'*E. secundus* sont des sporanges uniloculaires transformés ; ce sont peut-être des organes surajoutés. Il serait fort possible que l'on découvrît ces sporanges uniloculaires, car Pringsheim paraît avoir vu (voy. précéd. p. 226) les sporanges uniloculaires de l'*E. granulosus* qui en est si voisin, mais il est vrai que l'on n'y connaît pas d'anthéridies. De plus, l'*E. Hincksiæ* qui, comme je l'ai dit, ne peut être éloigné de l'*E. secundus*, dont les sporanges uniloculaires n'ont jamais été signalés, m'en a montré à Biarritz pendant les mois de février et mars 1894 sur les mêmes filaments que les sporanges pluriloculaires et rangés comme eux en dents de peigne. Les mêmes exemplaires m'ont aussi montré des organes, disposés pareillement, mais en forme de borne au lieu d'être globuleux, et qui sont probablement des anthéridies. Je n'en ai vu aucun de vidé; je n'ai pas pu vérifier non plus la couleur orangée habituelle aux anthéridies, car je les ai remarqués seulement sur des exemplaires conservés dans l'alcool. Ils ne me paraissent pas pouvoir être rapportés à l'action d'un parasite; leur forme particulière se reconnaît dès leur début; le contenu, pendant assez longtemps très vacuolaire, avec chromatophores très nets, devient ensuite très finement granuleux; il ne se fait pas de cloisons à l'intérieur.

(2) La nécessité de subdiviser les *Ectocarpus* a été reconnue autrefois par Thuret (in le Jolis, *Liste des Algues marines de Cherbourg*, 1864, p. 22). « Le genre *Ectocarpus*, dit-il, ne peut être maintenu que provisoirement dans les limites trop étendues qu'on lui accorde aujourd'hui, car il renferme beaucoup d'espèces qui ne se ressemblent que par leur structure confervoïde, mais dont la fructification est trop différente pour qu'on puisse les confondre sous une même dénomination générique. » On sait que depuis, les genres *Choristocarpus*, *Pilayella*, *Isthmoplea*, *Zosterocarpus* ont été séparés. Nous avons vu que les genres de Tiloptéridées sont monotypes; leur pulvérisation générique présente peu d'inconvénients à cause du petit nombre de ces plantes, et encore la tendance de M. Reinke est-elle de réunir les anciens en un seul. Mais les *Ectocarpus* sont bien plus nombreux; on a constaté les affinités morphologiques de quelques-uns d'entre eux; la présence et la structure des anthéridies serviront à les subdiviser, toutefois, il est prématuré de le faire actuellement, car on risquerait fort de

Il est facile d'en donner une preuve de plus. Buffham a fait connaître, en 1893, les anthéridies chez une Ectocarpée nouvelle qu'il nomma *Giffordia Padinæ* (1). L'auteur soupçonne sa plante d'être la forme sexuée de l'*E. pusillus* d'après la dimension des éléments contenus dans les sporanges pluriloculaires (oogones de M. Batters), qu'il suppose d'ailleurs être des gamètes ciliés. J'ai retrouvé l'été dernier à Guéthary la plante de M. Buffham sur des *Padina*, et je puis ajouter des caractères importants à ceux donnés par l'auteur anglais. Elle n'est pas épiphyte, mais profondément endophyte; ses anthéridies sont cloisonnées comme celles de l'*E. Lebelii;* ses sporanges pluriloculaires sont de deux sortes, semblables par leur forme extérieure, mais différents par la dimension des éléments inclus. Les uns, ou mégasporanges, sont à grosses spores comparables à celles de l'*E. pusillus*, les autres, ou méiosporanges, renferment des spores dont la dimension correspond à celle des sporanges pluriloculaires habituels. J'en ai établi deux cultures en cellules; il y a eu déhiscence, mais je n'ai pas assisté à la sortie des spores. Les mégaspores restent tout près de l'ouverture du sporange et commencent aussitôt à germer; par leur grosseur et leur groupement après la déhiscence, elles paraissent bien être des aplanospores comme celles de l'*E. pusillus*. Les méiospores s'écartent peu de l'ouverture : je les vues seulement au repos, mais je ne pourrais affirmer ni leur motilité ni leur non-motilité; elles germent rapidement et facilement. Les unes et les autres germent aussi à l'intérieur du sporange. Quant aux spores qui ont subi la déhiscence, elles ont aussi germé sans fécondation, car, à l'époque où j'ai fait ces observations, je n'avais pas encore reconnu l'existence des anthéridies. *A priori*, les anthéridies doivent cependant servir à la fécondation; mais celle-ci s'exerce-t-elle sur les mégaspores ou les méiospores; lesquelles des deux sont les oosphères?

séparer des plantes voisines mais encore insuffisamment connues; les liaisons disparaîtraient pour ne montrer que les différences.

(1) T. H. Buffham, *Algological Notes* (Grevillea, t XXI, 1893).

En somme, jusqu'ici, les noms d'anthéridies et d'anthérozoïdes que nous avons employés à propos des *Ectocarpus* ne sont justifiés qu'au point de vue morphologique. Nous avons relevé la même incertitude au sujet des *Tilopteris*. Mais la petitesse des éléments, et leur grande ressemblance avec les anthérozoïdes des *Fucus*, sont des raisons suffisantes pour leur attribuer le même rôle. Si l'on accorde aux Tiloptéridées des anthéridies, il faut aussi les accorder aux Ectocarpées.

L'existence de deux sortes de spores, dans des sporanges également pluriloculaires, comme dans le cas de l'*E. Padinæ*, ne doit d'ailleurs pas nous surprendre. J'ai en effet décrit chez l'*E. virescens* (1) des sporanges pluriloculaires de deux sortes, méiosporanges et mégasporanges. Ils ont les mêmes dimensions extérieures, mais les mégaspores sont bien plus grosses que les méiospores; les unes et les autres germent avec la plus grande facilité et la plus grande régularité; elles ne se conjuguent pas entre elles. Je n'ai pas vu d'anthéridies. Les germinations que j'ai obtenues seront prises, comme d'habitude, pour des cas de parthénogenèse. Mais il paraît possible que les cas de l'*E. Padinæ* et de l'*E. virescens* soient comparables. La présence d'anthéridies dans le premier fait supposer que l'une des deux sortes de spores peut être fécondée ; les mégaspores, comparables par leurs dimensions aux oosphères des Cutlériées, paraissent désignées pour jouer ce rôle: ce seraient des oosphères capables de parthénogenèse, comme celles du *Cutleria multifida*. Quant aux méiospores, qui correspondent mieux, par leur taille, aux zoospores des sporanges pluriloculaires habituels, si l'on admet, comme dans la théorie courante, que tout en germant isolément, elles sont susceptibles entre elles d'isogamie, il faut admettre en même temps que les *E. Padinæ* et *E. virescens* ont deux sortes de reproduction sexuée. Si l'on recule devant cette

(1) C. Sauvageau, *Sur l'*Ectocarpus virescens *Thuret, et ses deux sortes de sporanges pluriloculaires* (Journal de Botanique, t. X, 1896).

interprétation d'une double reproduction sexuée, et si l'on accorde aux méiospores ou aux mégaspores le rôle de zoospores asexuées, cela vient à l'encontre du schéma classique qui veut que les sporanges multiloculaires soient des gamétanges, et les uniloculaires des sporanges asexués. Et il serait même difficile d'ajouter que, dans ce cas exceptionnel, les méiosporanges sont les remplaçants physiologiques des sporanges uniloculaires, car, si je n'ai pas vu ceux-ci dans les deux espèces précédentes, il ne faut pas désespérer d'en trouver, puisque M. Grunow les a signalés dans l'*E. Duchassaingianus*, qui n'est guère éloigné de l'*E. virescens*, et que je les ai vus dans une espèce américaine du même groupe (*loc. cit.*) non encore déterminée. On voit combien les phénomènes sont complexes, et combien nous sommes loin des généralisations simplistes exposées dans le chapitre précédent.

Les observations de Mlle Karsakoff sur les *Myriotrichia* seraient aussi à rappeler ici (voy. précédemment p. 255).

Le caractère de la motilité, ou de la non-motilité des éléments reproducteurs, n'a pas l'importance que lui accorde M. Kjellman, quand il s'en sert pour placer les Ectocarpées et les Tiloptéridées aux deux extrémités des Phéosporées. M. Bornet a prouvé que les éléments contenus dans les sporanges pluriloculaires de l'*E. pusillus* (*E. ostendensis* Askenasy) sont complètement immobiles (1), et ils germent si bien sans fécondation que, sur la plupart des sporanges que j'ai vus à Biarritz en 1894, la germination avait lieu à l'intérieur même du sporange. Nous avons dit que les mégaspores de l'*E. Padinæ* paraissent être dans le même cas. Enfin, les mégaspores de l'*E. virescens* présentent de grandes variations dans leur motilité jusqu'à la perte presque complète du mouvement (*loc. cit.*).

(1) Ed. Bornet, *Note sur quelques* Ectocarpus (Bull. Soc. bot. Fr., t. XXXVIII, 1891). — C. Sauvageau, *Note sur l'*Ectocarpus pusillus *Griffiths* (Journal de Botanique, t. IX, 1895).

Depuis le mémoire de M. Areschoug sur le *Dictyosiphon* (*loc. cit.*), il n'a pas été publié d'observations sur la sexualité des sporanges uniloculaires. Ils sont beaucoup plus uniformes que les sporanges pluriloculaires et moins caractéristiques des espèces, mais, bien qu'un peu délaissés, les éléments qui y sont contenus méritent cependant d'attirer l'attention; peut-être sont-ils parfois autre chose que simplement asexués.

Leurs spores, chez l'*E. pusillus*, sont aussi grosses que celles des sporanges pluriloculaires; on ignore si elles sont mobiles ou non (1); nous avons vu que M. Kuckuck, par analogie avec l'*Heterospora*, les suppose mobiles. Les sporanges uniloculaires de l'*E. tomentosus* étaient cités dans tous les livres descriptifs sans que personne les eût observés depuis M. Areschoug en 1850, lorsque je les découvris à nouveau en 1894 (2). Ils existent sur les plantes très jeunes, ou tout à fait à la base des plantes adultes, et peuvent même manquer; ils renferment seulement quelques grosses spores immobiles, que je n'ai pas vues germer, et qui sont insensibles aux zoospores des sporanges uniloculaires.

Enfin l'*E. fulvescens* (3), l'un des trois représentants de la sous-section *Bachelotia* dans la section *Pilayella*, possède uniquement des sporanges uniloculaires. Ils sont en chapelet, comme chez les *Pilayella*, mais leurs zoospores sont bien particulières; elles sont très lentement mobiles et leur taille dépasse celle de tous les autres éléments reproducteurs, y compris les oosphères des *Cutleria*. J'en ai obtenu facilement des germinations, et cela, naturellement, sans fécondation. Si, à cause de leur taille, des éléments reproducteurs peuvent être soupçonnés être des œufs parthénogénétiques, ce sont certes bien les zooospores des sporanges uniloculaires de l'*E.*

(1) Ed. Bornet, *Note sur quelques* Ectocarpus, *loc. cit.*

(2) C. Sauvageau, *Note sur l'*Ectocarpus tomentosus, *Lyngbye* (Journal de Botanique, t. IX, 1895).

(3) Ed. Bornet, *Note sur l'*Ectocarpus (Pilayella) fulvescens *Thuret* (Rev. gén. de Botanique, t. I, 1889). — C. Sauvageau *Note sur l'*Ectocarpus (Pilayella) fulvescens *Thuret* (Journal de Botanique, t. X, 1896).

fulvescens, mais jusqu'ici aucun autre organe reproducteur n'a été rencontré.

Il convient encore de citer ici une Algue très singulière, encore insuffisamment connue, récoltée par Schousboe au Maroc au commencement du siècle, et que M. Bornet a récemment décrite (1), le *Nemoderma tingitana*, qui se rapproche à la fois des Ectocarpées et des Tiloptéridéés, tout en méritant une place à part. Le *Nemoderma* « forme de grandes plaques lisses, glabres, molles et gélatineuses, d'un brun verdâtre, adhérent fortement au rocher, épaisses d'environ un millimètre »; c'est le port d'un *Ralfsia*, à part la consistance. « Son thalle, composé d'une couche de filaments horizontaux supportant des filaments dressés, ne diffère que par la taille de celui des *Myrionema* ou des *Ascocyclus*. » Mais il porte trois sortes d'organes de fructification : de gros sporanges uniloculaires, intercalaires, qui paraissent monosporés et rapprochent la plante d'un *Tilopteris*, et deux sortes d'organes pluriloculaires, semblables dans leur forme, mais bien différents dans les dimensions de leurs logettes; les uns correspondent aux sporanges pluriloculaires des *Ectocarpus*, les autres, tout au moins en attendant qu'on les connaisse mieux, peuvent être comparés aux anthéridies.

*
* *

Je crois avoir suffisamment démontré, par cet historique, combien est complexe et encore mal connue la reproduction des Phéosporées. On voit que cette question, bien loin d'être résolue, comme on paraît le croire, laisse encore à éclaircir un très grand nombre de points qui ne sont pas d'un intérêt limité à la connaissance de ce groupe d'Algues, mais d'un intérêt considérable pour l'histoire des phénomènes généraux de la reproduction.

(1) Ed. Bornet, *Les Algues de Schousboe*, p. 241, pl. I, fig. 8 à 10 (Mém. de la Société nat. d'Hist. naturelle de Cherbourg, t. XXVIII, 1892).

*
* *

Si l'on fait le relevé du nombre des genres et des espèces qui rentrent dans le groupe des Phéosporées, en prenant pour base le livre de M. Kjellman, et si l'on groupe les familles suivant le nombre et la qualité des organes reproducteurs connus (en y ajoutant seulement la famille des Némodermacées), on trouve que :

Les plantes possédant des *sporanges uniloculaires seulement*, c'est-à-dire les Laminariacées (sauf la tribu des Chordées), Sporochnacées, Spermatochnacées, Dictyosiphonacées, Desmarestiacées, Striariacées, constituent 37 genres renfermant 145 espèces.

Les plantes possédant des *sporanges pluriloculaires seulement*, c'est-à-dire les Scytosiphonées partim (parmi les Encœliacées), constituent 4 genres renfermant 7 espèces.

Les plantes possédant à la fois des *sporanges uniloculaires* et des *organes pluriloculaires*, c'est-à-dire les Lithodermacéés, Ralfsiacées, Stilophoracées, Chordariacées, Élachistéacées, Myriotrichiacées, Encœliacées (max. pars), Sphacélariacées, Choristocarpacées, Ectocarpacées, Tiloptéridacées, Némodermacées, Cutlériacées, constituent 70 genres renfermant 200 espèces.

Ce résumé n'est naturellement qu'approximatif, particulièrement pour les plantes du troisième groupe.

Lorsqu'il y avait hésitation de la part de l'auteur dans le nombre des espèces à reconnaître dans un genre, j'ai pris le nombre le plus faible. C'est seulement à propos des Scytosiphonées, qui forment un petit ensemble assez bien caractérisé, que j'ai séparé quelques genres de la famille à laquelle ils appartiennent. Pour les autres genres du troisième groupe, je m'en suis tenu aux caractères généraux; c'est ainsi que le *Giraudya* est considéré comme ayant des sporanges uniloculaires, parce que l'auteur le range parmi les Élachistéacées qui pour la plupart en sont pourvus. J'ai supposé aussi que les deux sortes d'organes étaient connus

dans l'ensemble des autres Encœliacées, Ectocarpacées, Chordariacées, etc. Malgré cela, on voit que le nombre des Algues chez lesquelles l'isogamie (ou hétérogamie pour les dernières familles) serait possible entre éléments des sporanges pluriloculaires, n'est même pas le double de celles chez lesquelles on trouve seulement des organes reproducteurs asexués. Si même on retranche de la dernière catégorie les Choristocarpacées, Ectocarpacées, Tiloptéridacées, Némodermacées, Cutlériacées, qui, d'après ce que nous avons vu, méritent une discussion spéciale et de nouvelles observations, il ne reste plus dans le troisième groupe que 51 genres et 131 espèces, nombre s'éloignant peu de celui du premier groupe. Et dans ce troisième groupe, ainsi limité, il ne reste même plus une seule des espèces chez lesquelles on a décrit l'isogamie, à part toutefois le cas discuté du *Giraudya*.

Les espèces des cinq dernières familles, qui ont des organes reproducteurs autres que des zoosporanges uniloculaires et des zoosporanges (gamétanges?) pluriloculaires de la forme habituelle, sont réunies dans le résumé suivant, qui donne le tableau des faits connus, mais non celui des affinités:

Sporanges uniloculaires monosporés. *Haplospora*.

Sporanges uniloculaires monosporés, et uniloculaires à mégazoospores. *Heterospora*.

Sporanges uniloculaires monosporés (ou bi ou trisporés), et uniloculaires à mégazoospores et sporanges pluriloculaires. *Choristocarpus*.

Sporanges uniloculaires à mégazoospores. *Pilayella fulvescens*.

Sporanges uniloculaires à mégaspores (aplanospores). *Ectocarpus tomentosus*.

Sporanges uniloculaires à mégaspores et sporanges pluriloculaires à mégaspores (aplanospores). *Ectocarpus pusillus*.

Sporanges pluriloculaires de deux sortes, différents par leur forme et leur situation, mais à zoospores semblables. *Giraudya*.

Sporanges pluriloculaires de deux sortes, semblables par leur forme et leur situation, mais différents par la taille des zoospores. *Ectocarpus virescens*.

Sporanges pluriloculaires de deux sortes, semblables par leur forme et leur situation, mais différents par la taille des zoospores; zoosporanges uniloculaires. *Myriotrichia*.

Anthéridies uniloculaires et sporanges pluriloculaires à zoospores. *Ectocarpus secundus*.

Anthéridies (?) uniloculaires; sporanges pluriloculaires à zoospores, et uniloculaires à zoospores. *Ectocarpus Hincksiæ*.

Anthéridies pluriloculaires et sporanges pluriloculaires à zoospores. *Ectocarpus Lebelii.*

Anthéridies pluriloculaires et deux sortes de sporanges pluriloculaires, zoosporés (?) et aplanosporés. *Ectocarpus Padinæ.*

Anthéridies pluriloculaires et sporanges uniloculaires monosporés. *Tilopteris* et *Scaphospora.*

Anthéridies (?) pluriloculaires, sporanges uniloculaires monosporés et sporanges pluriloculaires. *Nemoderma.*

Anthéridies pluriloculaires et sporanges pluriloculaires (à oosphères motiles) avec sporanges uniloculaires sur des individus spéciaux. *Cutleria, Zanardinia.*

RECHERCHES

SUR LES

BACTÉRIACÉES FOSSILES

Par M. B. RÉNAULT

I. — Généralités sur les bactériacées fossiles.

L'extrême abondance des Bactériacées vivantes qui peuplent l'air, le sol, les eaux surtout quand elles sont stagnantes, est bien connue; personne n'ignore que ces infiniment petits s'attaquent non seulement aux plantes et aux animaux morts, mais encore qu'ils sont la cause d'un nombre considérable de maladies, contre lesquelles les êtres vivants ont à lutter énergiquement pendant toute leur existence.

Leur parasitisme, leur résistance à la destruction, permettaient de supposer qu'ils n'avaient pas apparu récemment sur le globe, et que s'ils n'étaient pas antérieurs aux animaux et aux plantes, du moins, ils pouvaient être contemporains de leur apparition; cette supposition toutefois restait à vérifier.

Pendant longtemps, les plus anciennes Bactériacées connues furent celles découvertes dans les ossements et les dents des momies égyptiennes.

Mais, en 1879, M. Van Tieghem (1) a signalé leur existence et leurs ravages, à tous les degrés, dans les débris de plantes conservées par la silice des environs de Grand-Croix près Saint-Étienne.

(1) Ph. Van Tieghem, *Sur la fermentation butyrique à l'époque de la houille* (Comptes rendus de l'Institut, t. CXXXIX, p. 1102).

Comme ce sont des parasites qui vivent, la plupart, au milieu de substances organiques préexistantes ou à l'intérieur de tissus animaux ou végétaux qu'ils dissolvent, en provoquant leur putréfaction ou des fermentations spéciales, il était à croire qu'en les recherchant dans les restes de cette nature on les retrouverait, quelle que fût l'ancienneté de leur apparition.

Cependant il était à craindre que la petitesse de ces organismes fût un obstacle sérieux à leur découverte et à leur étude. Mais dans bien des cas la silice, le carbonate et le phosphate de chaux ont conservé les moindres détails avec une telle perfection que toute crainte disparaît, et qu'en multipliant les préparations dans les magmas siliceux ou phosphatés appartenant à des époques très différentes, nous sommes parvenu à les mettre en évidence et à prouver leur abondance et leur variété.

Bien plus, la pénétration des eaux minéralisantes à travers les tissus a été assez rapide pour que les Bactériacées aient été surprises dans leur travail de destruction et conservées, les unes en voie de se diviser et de se multiplier, les autres à la place même où elles étaient dans l'épaisseur des parois cellulaires qu'elles étaient en train de creuser et de dissoudre, enfin réunies en zooglées après avoir accompli leur œuvre.

On peut s'étonner que des êtres comme les Bactériacées, dont les téguments sont si peu distincts, aient pu être conservés d'une façon assez nette pour que leur présence soit souvent plus facile à déceler, lorsqu'ils sont fossiles, que lorsqu'ils sont vivants.

Mais il faut remarquer que ce tégument délicat s'est teint lui-même en se houillifiant, et que dans certains cas il a fixé une matière colorante brune ulmique.

Nous ne pouvons songer à identifier les espèces fossiles avec les espèces vivantes, car les caractères qui servent à différencier ces dernières sont fournis principalement par la manière dont elles se conduisent, lorsqu'on les cultive dans différents milieux, et par les phénomènes qu'elles en-

gendrent quand on les introduit dans divers organismes; cette méthode n'est pas applicable aux Bactériacées, fossiles.

Mais la minéralisation ayant saisi les microorganismes en plein travail de destruction, et les ayant conservés, la plupart du temps, sans aucun changement, la nature des tissus attaqués, la forme de ces êtres microscopiques, leur taille, leur mode de groupement et de reproduction, l'âge des terrains dans lesquels ils se rencontrent, sont autant de caractères qui nous ont permis de les différencier, de les comparer et de les rapprocher des genres actuels.

Partout où nous avons cherché des Bactériacées, nous en avons rencontré.

Les plantes et les ossements fossiles en décomposition, qu'ils appartiennent aux terrains secondaires ou primaires, en renferment, et nous aurons occasion dans cette étude de constater que leur rôle a été identique à celui qu'elles accomplissent de nos jours.

Dans la description des différentes espèces, nous suivrons l'ordre chronologique de formation des terrains où nous les avons découvertes.

II. — Bactériacées des terrains secondaires (1).

Les troncs de Cycadées appartenant à la partie supérieure du terrain jurassique des environs du Mans, tels que le *Clathropodium Trigeri* Saporta, le *Clathropodium sarlatense* Saporta, etc., ont été envahis par de nombreux Microcoques, que l'on trouve encore engagés dans les vaisseaux du bois, dans les tissus à demi détruits de l'écorce et de la base accrescente des pétioles.

Nous en avons reconnu deux espèces, différant l'une de l'autre par la taille et la nature des tissus qu'elles attaquaient.

(1) Nous commençons l'étude des Bactériacées fossiles par celles du terrain secondaire, n'ayant pas encore eu le temps d'examiner les bois, les ossements et les coprolithes tertiaires qui, sans aucun doute, doivent en contenir.

La première espèce se présente sous la forme de petites sphères mesurant 2 μ, 5 de diamètre, tantôt isolées, tantôt groupées par deux ou par trois ; nous l'avons rencontrée soit à l'intérieur des trachéides, soit dans les régions de l'écorce et des bases des frondes, formées de cellules sclérifiées. Le tégument est fortement teinté en jaune par l'oxyde de fer, et les contours sont très nets.

Les trachéides qui contiennent ou ont contenu ce Microcoque ont perdu leurs ponctuations. (Nous reviendrons plus loin sur ce phénomène assez fréquent.)

Il n'est pas rare de rencontrer des Microcoques hypertrophiés mesurant 3 à 4 μ, ayant condensé une certaine quantité d'oxyde de fer, ou ayant été le point départ de la formation d'un cristal de forme cubique.

Cette espèce paraît avoir eu la fonction de détruire les épaississements des cellules et des vaisseaux : nous la désignerons sous le nom de *Micrococcus Trigeri ;* elle se trouve répandue, comme la suivante, dans les troncs de Cycadées fossiles que nous avons cités plus haut.

La deuxième espèce, beaucoup plus petite, ne mesure que 0μ, 5 ; on la rencontre sous la forme de sphérules brun jaunâtre, sur les membranes des cellules de parenchyme de l'écorce ou des bases de pétioles ; l'exiguïté de la taille, et le nombre considérable des individus qui sont parfois réunis dans les parties détruites, les font ressembler à des sortes de nuages jaunâtres.

Cette espèce, que nous nommerons *Micrococcus sarlatensis*, paraît s'être attaquée de préférence aux membranes moyennes des vaisseaux et des cellules.

III. — Bactériacées du terrain permien.

Bacillus permiensis B. Renault et C. Bertrand. — Nous avons signalé (1) la présence des Bactériacées à l'intérieur de

(1) *Société d'Histoire naturelle d'Autun*, 24 avril 1892 ; *Comptes rendus de l'Institut*, 6 août 1894.

coprolithes provenant d'animaux carnassiers, Batraciens, Reptiles ou Poissons, munis d'une valvule spirale qui leur a donné la forme ellipsoïdale particulière que l'on remarque (fig. 1). A la partie antérieure ou de sortie du coprolithe on voit très nettement les tours de la bande aplatie qui, successivement en retrait les uns sur les autres, ont formé la masse du coprolithe ; il est vraisemblable qu'ils ont été déposés sur le sable fin du rivage, ou enfouis immédiatement dans la vase, car s'ils avaient été baignés

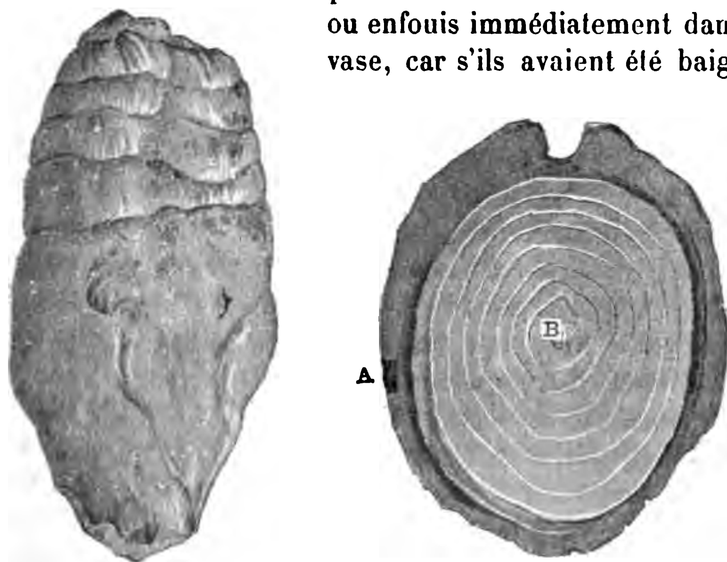


Fig. 1.— Coprolithe d'Igornay.

Fig. 2. — Coupe transversale d'un coprolithe. — A, gangue de schiste entourant le coprolithe; B, partie centrale où commence l'enroulement de la bande spirale.

immédiatement par l'eau agitée, les contours extérieurs seraient moins nets, et ils se seraient délayés en partie.

Rarement les coprolithes sont isolés dans les schistes; le plus souvent on les trouve rassemblés sur un espace de terrain peu étendu et ils présentent des tailles assez diverses, comme si leurs auteurs avaient séjourné par bandes plus ou moins nombreuses sur certains points des rives du lac permien.

Sur des coupes transversales (fig. 2) et longitudinales, on

retrouve très nettement l'indication des tours superposés de la bande spirale.

Les Bactériacées développées pendant le travail de la digestion sont réparties surtout dans les derniers tours de spire. Cependant quelquefois elles se trouvent disséminées assez irrégulièrement dans toute l'épaisseur.

L'espèce que nous décrivons en ce moment se rencontre dans beaucoup de coprolithes d'Igornay et de Cordesse. C'est dans un échantillon provenant de cette dernière localité, et renfermant des Bacilles dans les quatre derniers tours de spire seulement, que nous avons reconnu les caractères suivants.

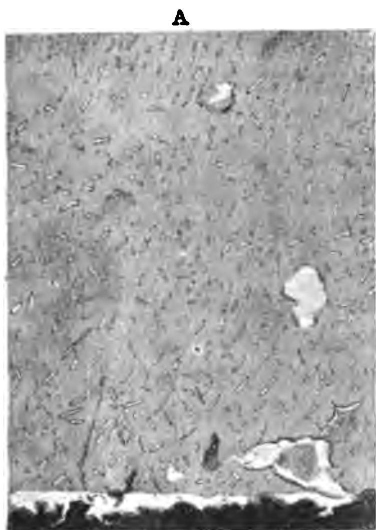


Fig. 3. — *Bacillus permiensis.*

Ce sont des bâtonnets rectilignes longs de 14 à 16 μ, larges de 2 μ, 5, arrondis aux deux bouts quand ils sont isolés ; les filaments longs de 20 à 25 μ sont formés de deux articles qui ne sont pas encore séparés. Le Bacille est ordinairement à l'état isolé, quelquefois il est formé de deux articles, plus rarement de trois (fig. 3). Les articles se séparaient donc assez promptement; ils sont orientés en tous sens, mais un certain nombre d'entre eux semblent avoir été entraînés suivant la surface des bandes spirales. Aux bâtonnets rectilignes on voit quelquefois associés des articles recourbés, d'autres tordus en vibrions: peut-être n'est-ce que les états de transition d'une même espèce? peut-être aussi représentent-ils des Bacilles différents, ayant vécu à l'intérieur de fragments d'os ou d'écailles, semblables à ceux dont nous parlerons plus loin ?

Le bâtonnet proprement dit consiste en un cylindre solide, long de 12 à 14 μ et large de 1 μ, 3 à 1 μ, 5, arrondi aux deux bouts, non articulé : autour est une gaine vide épaisse de 0 μ, 4. Le cylindre central représente sans doute la masse protoplasmique qui a été détruite, et remplacée par la matière minérale, et la gaine occupe la place de la partie cellulosique disparue.

La Bactériacée a donc été conservée par moulage interne et externe de la paroi cellulaire ; celle-ci a disparu depuis.

C'est du reste le mode de conservation habituel des cellules végétales, quelle que soit la matière minéralisante ; ici la pétrification a été opérée par du phosphate de chaux provenant de la digestion des os sous une influence bactérienne.

A cause de ses dimensions et de son antiquité, on ne peut l'identifier à aucune Bactériacée coprophile actuelle ; l'état bacillaire semble être son état le plus ordinaire, c'est sous cette forme qu'il se multiplie ; nous lui avons donné le nom de *Bacillus permiensis*.

Bacillus granosus B. Renault. — Cette Bactériacée se présente également en bâtonnets, orientés dans toutes les directions au milieu de la masse du coprolithe.

Sur une coupe transversale, on distingue encore, mais moins nettement que dans les coprolithes renfermant le *B. permiensis*, les tours enroulés de la bande spirale. C'est surtout à l'intérieur des bols alimentaires plus ou moins contournés et placés à la périphérie du coprolithe que l'on rencontre les Bactériacées en assez grande quantité. Les bâtonnets sont colorés en brun foncé, au lieu d'être à peu près incolores, comme le Bacille décrit en premier lieu.

Leur longueur, quand ils sont isolés, est environ de 10 μ ; leur largeur atteint 1 μ, 6 ; ils sont droits, cylindriques, arrondis aux deux bouts ; leurs dimensions sont donc un peu plus faibles que celles du *B. permiensis*.

On les rencontre fréquemment réunis en filaments longs de 19 μ ou de 28 μ, 8, rectilignes, composés par conséquent de deux ou trois articles. Les bâtonnets isolés sont plus

nombreux vers l'intérieur: les filaments composés de deux ou trois articles sont plus fréquents au contraire à une certaine distance de la périphérie.

Le protoplasma paraît avoir été houillifié, ou fortement coloré à l'intérieur des bâtonnets ; c'est lui qui leur communique la couleur foncée qui les distingue.

Tantôt ce protoplasma forme un cylindre continu, irrégulier dans son diamètre, occupant l'axe du bâtonnet ; tantôt il semble s'être condensé et séparé en masses distinctes. sphériques, mesurant 0 μ, 4 à 0 μ, 5, qui sans doute représentent des spores. Un certain nombre d'articles isolés sont munis de spores, mais c'est dans les filaments qu'on les distingue le plus facilement.

Une gaine formée d'une couche un peu plus transparente que la masse du coprolithe environnante, paraît être la membrane cellulaire du bâtonnet ou du filament; elle mesure environ 0 μ, 5.

Dans l'échantillon étudié, nous n'avons pas remarqué d'articles recourbés en arc, en hélice ou en spirille. Quand la chaînette est formée de trois articles, elle reste rectiligne, sans coudes ou angles apparents ; la désarticulation se faisait nettement et sans déformation.

La diagnose de cette Bactériacée est donc : articles rectilignes, isolés, longs de 9 à 10 μ, réunis, par deux ou trois, longs, dans ce cas, de 10 et 28 μ, larges de 1 μ, 6, ayant une membrane cellulaire de 0 μ, 5 d'épaisseur, protoplasma continu, ou au moment de la reproduction divisé en masses sphériques mesurant 0 μ, 4 à 0 μ, 5 pour former des spores.

Provenance. — Recueillis dans les schistes d'Igornay par M. Roche à 50 mètres de la surface.

Micrococcus lepidophagus B. Renault et A. Roche. — Les coprolithes renferment très fréquemment des fragments d'os variés, des écailles de Poissons et de Reptiles, des plaques osseuses recouvertes de couches d'ivoire et d'émail ; ces différents débris sont généralement riches en Bactériacées,

le milieu dans lequel on les trouve favorisant leur évolution et leur multiplication.

C'est principalement dans les derniers tours de la bande spirale que l'on rencontre les fragments osseux qui, ayant résisté partiellement aux sucs de la digestion, contiennent de nombreuses variétés de Bactériacées.

Les parties formées simplement de cellules osseuses sont souvent devenues méconnaissables ; celles composées d'ivoire et d'émail ont mieux résisté, et à l'intérieur de la dentine on observe beaucoup de microorganismes.

Les débris conservés présentent des restes de canaux analogues à ceux de l'ivoire, droits ou contournés; la cavité linéaire des cellules prismatiques est occupée par une quantité considérable de Microcoques de tailles très différentes, constituant des espèces ou des variétés distinctes.

Dans les fragments d'écailles minces, on ne trouve que des Microcoques ; quand ils sont volumineux, les Bactériacées sont plus variées. Nous distinguerons les variétés de Microcoques suivantes, que nous grouperons sous le nom de *Micrococcus lepidophagus* :

Micrococcus lepidophagus var. *c*. — Globules sphériques à contours très nets. L'enveloppe est colorée en brun clair ; le contenu est transparent, sans granulations ; le diamètre atteint 3 μ,2. Il n'est pas rare de rencontrer des globules divisés par une cloison, ou encore soudés par deux. Ce Microcoque ne paraît pas avoir eu de tendance à se grouper en chaînette, quoique souvent les globules soient très voisins, lorsqu'ils sont alignés dans les canalicules des cellules de la dentine.

Micrococcus lepidophagus var. *b*. — Cellules sphériques à contours nets et colorés, présentant les mêmes caractères que la variété précédente, n'en différant que par sa taille sensiblement plus petite ; le diamètre en effet n'est que de 1 μ,2.

M. lepidophagus var. *g*. — Globules sphériques à contours nets et colorés ; l'intérieur est aussi quelquefois de couleur foncée, ils ne mesurent que 0 μ, 8. On les rencontre fréquemment

groupés par deux, par trois ou par quatre en ligne droite.

Micrococcus lepidophagus var. *a*. — Globules sphériques à contours moins nets, se présentant souvent sous la forme d'amas nuageux composés de points noirs très petits atteignant à peine 0 μ, 4 de diamètre. Ils sont quelquefois disposés en chaînettes linéaires comprenant deux à quatre individus.

Ces variétés se rencontrent très souvent isolées dans des cellules de l'ivoire distinctes, ou quelquefois réunies dans les mêmes canalicules.

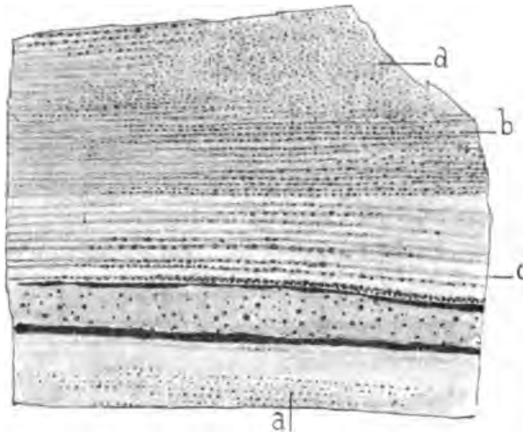


Fig. 4. — Fragment de plaque éburnée coupée parallèlement aux cellules de l'ivoire. — *a*, canalicules occupés par la variété *a*; *b*, canalicules occupés par les variétés *b* et *g* : *c*, canalicules occupés par la variété *c*.

Leur action sur les cellules de l'ivoire devait commencer pour chacun d'eux à des moments différents.

Sur la figure 4, qui représente un fragment d'écaille, dans la région occupée par la couche d'ivoire, on peut reconnaître les cellules qui composent cette couche, grâce surtout aux fins canalicules qui les parcourent suivant leur axe. Il est difficile de distinguer les surfaces de contact des cellules.

Un certain nombre de canalicules sont vides, d'autres sont occupés par les plus petits Micrococques, var. *a*, d'autres enfin par un mélange de plusieurs espèces.

Dans certaines parties de la coupe, là où la destruction est plus avancée, toutes les variétés sont réunies.

La propagation des Micrococques dans la partie éburnée des écailles se faisait soit par les petits canaux ayant con-

tenu des vaisseaux sanguins, soit par les canalicules des cellules de l'ivoire.

Dans ce dernier cas, la variété *a*, seule, pouvait facilement y pénétrer. Aussi voit-on, à l'intérieur de beaucoup de cellules, des files linéaires uniquement formées de cette variété. Quand le travail de destruction était suffisamment avancé, les autres, d'un diamètre plus grand, pouvaient y entrer; et c'est ainsi qu'il est possible, dans certaines régions plus altérées, de constater la présence des quatre variétés indiquées plus haut.

Il est impossible d'identifier sûrement les Bactériacées fossiles avec les diverses espèces vivant à notre époque, puisque déjà, pour différencier celles-ci, il est indispensable d'opérer la séparation méthodique des espèces d'aspect extérieur identique, mais se comportant de façon fort différente dans les mêmes milieux de culture. Nous ne possédons d'autres termes de comparaison entre les Bactériacées vivantes et les Bactériacées fossiles que ceux tirés de la taille et de la similitude des phénomènes de destruction produits par la présence de ces organismes dans des milieux semblables.

Dans le cas particulier qui nous occupe en ce moment, les Microcoques que nous avons cités ont envahi et se sont développés dans un tissu organique constitué par des cellules analogues par leur forme et leur composition chimique à celles qui forment la dentine. C'est donc parmi les Bactériacées qui attaquent l'ivoire et qui déterminent la carie des dents que l'on a quelque chance de trouver des espèces vivantes analogues.

Bactériacées fossiles analogues à celles qui déterminent la carie des dents. — Dans le coprolithe d'Igornay que nous venons d'examiner, les fragments d'écailles renferment seulement quatre variétés de microcoques que nous avons désignés par les lettres *a*, *b*, *c*, *g*, pour éviter de les confondre avec celles décrites dans la carie des dents, par Miller. Mais d'autres coprolithes de la même localité offrent des Bactériacées ayant une taille et une forme qui les rapprochent beaucoup de

ceux rencontrés par Miller, Galippe, Vignal et d'autres savants dans les dents cariées ; nous en dirons quelques mots.

La figure 5 représente une coupe de fragments d'écailles *a*, *a*, plongés dans la masse du coprolithe, remplie elle-même de nombreux Bacilles, sur lesquels nous nous proposons de revenir.

La section passe pendant quelque temps dans l'épaisseur de l'écaille et on distingue un certain nombre de sillons qui,

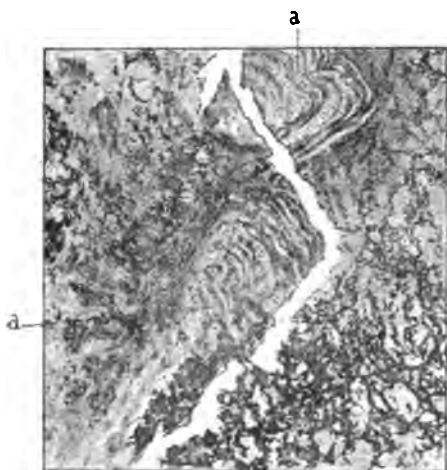


Fig. 5. — Coupe faite dans un coprolithe d'Igornay. — *a*, *a*, fragments d'écailles coupées sur leurs bords et montrant les sillons qui en suivent les contours.

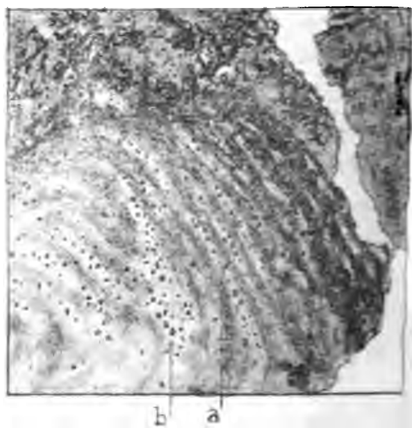


Fig. 6. — Portion de la figure précédente plus grossie. — *a*, *b*, sillons dans lesquels on voit des Microcoques et des Bacilles réunis.

à l'intérieur, en suivent plus ou moins fidèlement les contours.

Les sillons sont représentés par des lignes plus claires, et les bandes qui les séparent par des bandes plus foncées.

Les sillons sont occupés par un grand nombre de Bacilles de tailles et d'aspect variés, qui se détachent sous forme de points et de bâtonnets noirs au milieu des régions plus claires (fig. 6, *a*, *b*).

Les Microcoques sont représentés par des individus de plusieurs tailles ; les uns apparaissent comme des globules

sphériques à contours bien limités, mesurant 3 μ, 3, ne se distinguant pas du *M. lepidophagus* var. *c;* les autres mesurent en moyenne 1 μ, 5 et se rapprochent sensiblement du *M. lepidophagus* var. *b*. On remarque, en outre, mais moins nombreux, des Micrococques beaucoup plus petits, qui peuvent être regardés comme très voisins du *M. lepidophagus* var. *a*.

Les sillons creusés dans le tissu des écailles sont sans doute les canalicules primitifs des cellules marginales, contournées de l'ivoire, considérablement élargis par le travail successif des Bactériacées; aussi trouve-t-on un certain nombre de Micrococques plus volumineux que ceux que nous venons de mentionner et qui atteignent 4 μ, 6; ces derniers n'ont pu pénétrer dans les cellules qu'en dernier lieu; nous appelons cette variété *M. lepidophagus e*.

On observe, réunis à ces différentes espèces de Micrococques, un assez grand nombre de Bacilles qui se montrent sous la forme de bâtonnets de couleur noire, isolés, rarement géminés, orientés ou non suivant la direction de canalicules.

Ces Bacilles que nous avons désignés sous le nom de *Bacillus lepidophagus*, sont rectilignes, cylindriques, longs de 4 μ, 2 à 5 μ, 2; leur diamètre varie de 0 μ, 7 à 1 μ.

On remarque, en outre, des Bactériacées longues de 4 μ environ, larges de 3 μ, que l'on pourrait être tenté de prendre pour des *Bacterium* presque aussi larges que longs, mais que nous pensons être plutôt des Micrococques de la variété *c* en voie de division.

L'altération des plaques osseuses est très variable dans le même coprolithe; tantôt on y distingue encore les ostéoplastes, les cellules de l'ivoire; tantôt toute structure a disparu et les diverses cellules osseuses ont été fluidifiées assez complètement pour permettre aux Micrococques et aux Bacilles de s'y mouvoir. La masse plus ou moins homogène qui s'est formée ne présente de reconnaissable, sur les bords, que les cavités et les canaux creusés pour le passage des vaisseaux sanguins (fig. 7, *a*, *b*,) et qui ont été remplis d'une matière brune qui permet de suivre quelquefois les mailles

d'un réseau capillaire assez délicat se perdant bientôt dans la masse amorphe.

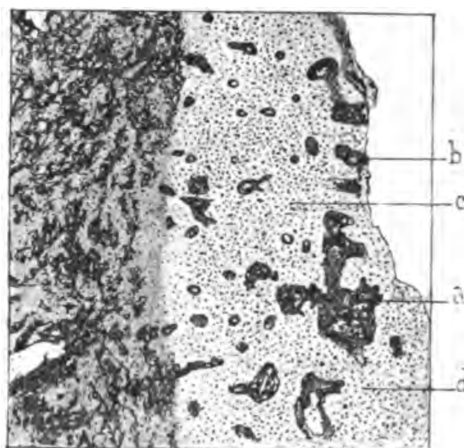


Fig. 7. — Fragment de plaque osseuse envahie par les Bactériacées. — *a*, cavités ayant contenu des vaisseaux sanguins se ramifiant en plusieurs branches; *b*, un canal sanguin; *c*, *d*, régions désorganisées remplies de Bactériacées.

C'est dans la partie dépourvue de toute organisation que l'on trouve la plus grande quantité de Bactériacées : c'est là que nous avons rencontré un Bacille recourbé en arc (*d*, fig. 8) le *B. lepidophagus arcuatus*. Ce Bacille mesure 4 μ environ entre ses deux extrémités, la flèche de courbure étant à peu près de 2 μ, et son diamètre atteint à peine 1 μ,4. Quelquefois deux articles de ce Bacille restent soudés, et comme les courbures sont de sens contraire, ils simulent un bacille recourbé en S (*e*, fig. 8), ou en spirille.

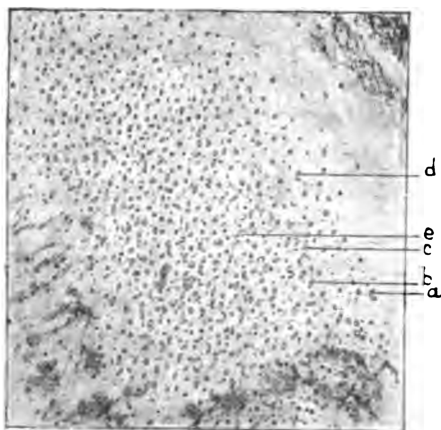


Fig. 8. — Portion de la figure précédente plus grossie. — *a*, *Micrococcus lepidophagus* divers; *b*, Microcoque en voie de division; *c*, *Bacillus lepidophagus*; *d*, *Bacillus lepidophagus arcuatus*; *e*, forme en spirille ou en S du même.

Miller a décrit comme causant la carie des dents cinq Bactériacées, qu'il a désignées par les lettres grecques α, β, γ, δ, ε. Les Bactériacées α, δ sont des *cocci* ou des *diplococci*, isolés ou en chaînette

La Bactériacée β se présente en filaments, bâtonnets, *bacteridium*.

La Bactériacée γ est composée de *cocci* très petits, rarement associés en chaînette.

Les *cocci* de la Bactériacée δ sont plus grands que ceux de la Bactériacée γ et se conduisent différemment dans les milieux de culture.

Enfin la Bactériacée ε ressemble à de petits Bacilles en virgule; lorsque deux d'entre eux sont associés, ils donnent la figure d'un S; en plus grand nombre, ils forment des filaments tordus en spirilles.

En déposant sur des sections de dent intactes, les Bactériacées précédentes, Miller a obtenu des caries artificielles identiques aux caries spontanées. On y voit, comme dans nos préparations fossiles, les canalicules agrandis remplis de Bactériacées.

Galippe et Vignal ont rencontré, dans la carie de la dentine, les six espèces suivantes : 1° un Bacille court, épais, presque aussi large que long, il mesure 1 μ, 5 de longueur; 2° un Bacille deux fois plus long que large, atteignant 3 μ, un peu étranglé au milieu ; 3° un Bacille assez semblable au précédent, mais sans étranglement; 4° un Bacille très court, très mince, presque aussi large que long; 5° un Bacille arrondi à ses extrémités, ayant 4 μ, 5 de long; 6° un Microcoque volumineux, atteignant 5 μ.

D'après la description que nous avons donnée des variétés du *Micrococcus lepidophagus* trouvées dans les plaques osseuses éburnées et des Bacilles droits ou courbes qui les accompagnent souvent, on peut conclure que la destruction des os, des plaques éburnées et des dents aux époques primaires s'effectuait par le travail de Microcoques et de Bacilles dont la forme et les dimensions se rapprochent d'une façon remarquable de celles des Bactériacées qui de nos jours sont la cause de la carie des os et des dents.

Nous ne chercherons pas à identifier les espèces fossiles que nous avons décrites avec celles découvertes par Miller,

Galippe et Vignal, car cette identification ne pouvant être contrôlée par la culture, il resterait contre elle un doute qu'il est impossible de lever ; toutefois, il est important de constater l'identité du mode de destruction des différentes parties du squelette, aux époques anciennes et à l'époque actuelle.

Quand on observe un fragment de plaque osseuse éburnée, il est facile de constater que souvent les contours des cellules de l'ivoire remplies de Micrococques sont encore distinctes, tandis que les cellules osseuses plus altérées ne sont indiquées que par leur contenu.

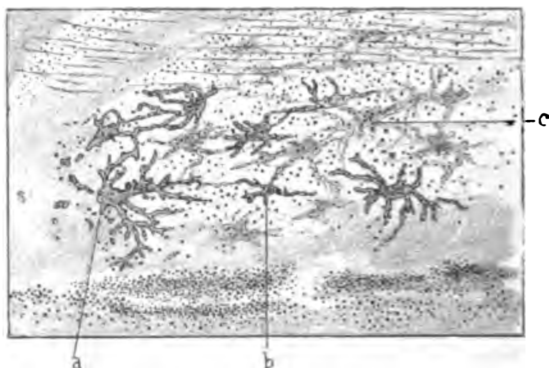


Fig. 9. — Coupe d'une plaque osseuse éburnée, passant par l'ivoire et les cellules osseuses. — *a*, *b*, cavités des cellules osseuses ; *c*, cellules situées au-dessous du premier plan.

La partie supérieure de la figure 9 montre les cellules de l'ivoire dirigées horizontalement ; à leur intérieur se voient de nombreux Micrococques de tailles diverses.

Les cellules osseuses, au contraire, ne sont reconnaissables que par leur cavité actuellement remplie de produits bruns dus au travail microbien, beaucoup de Micrococques sont visibles à l'intérieur. Les couches concentriques calcaires ne sont plus distinctes, mais on aperçoit les multiples canalicules simples ou ramifiés mettant en relation les cellules entre elles, tant à la surface, qu'en profondeur, *c*. Les Micrococques sont nombreux dans ces canalicules, qui ont persisté, et souvent on les voit serrés les uns contre les autres en

chapelet à l'intérieur de ces fines ramifications. Il est évident que l'invasion microbienne se faisait dans toutes les parties de l'os à la faveur des canalicules des ostéoplastes. A la partie inférieure de la figure, la décomposition est encore plus complète, toute trace d'organisation a disparu, et, au milieu d'une masse à peu près homogène, on distingue des milliers de Microcoques de tailles très diverses.

Bactériacées des silex permiens d'Autun. — Les Bactériacées sont fréquentes dans les fragments de plantes ayant macéré, et surpris dans cet état par les eaux siliceuses; cependant leur étude offre quelques difficultés, parce que souvent les fragments ont été en contact avec des eaux ferrugineuses avant d'être pétrifiées par la silice. La pyrite qui s'est formée d'abord s'est oxydée plus tard; les tissus délicats, plus ou moins pénétrés ou recouverts d'une couche ocreuse, se prêtent alors moins bien à des observations et à des mesures précises.

Il n'est pas rare que les Bactériacées aient été le point de départ de dépôts amorphes, ou quelquefois cristallins.

Cependant, lorsque l'on dispose d'un nombre suffisant de préparations, il s'en trouve toujours d'assez bien conservées pour que l'on puisse en aborder l'étude. Nous ne pouvons dans ce travail donner des détails sur toutes les espèces de Bactériacées que nous avons observées, nous ne ferons que les citer et décrirons seulement deux espèces.

PLANTES CONTENANT DES BACTÉRIACÉES.

Microcoques.

Medullosa stellata, 2 espèces, mesurant 4 μ et 2 μ, 3 en diamètre.
Macrostachya infundibuliformis, 1 espèce, mesurant 3 à 4 μ en diamètre.
Stigmaria Brardi, 2 espèces, mesurant 1 μ, 5 et 0 μ, 5 —
Arthropitus communis, 2 espèces, mesurant 4 μ, 4 et 1 μ, 1 —
— *bistriata*, 2 espèces, mesurant 3 μ, 8 et 0 μ, 5 —
— *lineata*, 2 espèces, mesurant 3 à 4 μ et 2 μ, 2 —

Bacilles.

Arthropitus lineata, 1 espèce, longueur 8 μ, 4, largeur 2 μ, 2.
Pecopteris densifolia, 1 espèce, longueur 3 μ à 3 μ, 5, largeur 0 μ, 7.

Une première observation découle de ce tableau, c'est que

chacune des plantes qui s'y trouve est envahie au moins par deux espèces de Bactériacées, qui ont des fonctions différentes, les unes s'attaquant aux épaississements des cellules, les autres aux membranes moyennes.

Les Microcoques sont beaucoup plus communs que les Bacilles; parmi ces derniers, nous étudierons le *Bacillus Tieghemi* et le *B. Gramma.*

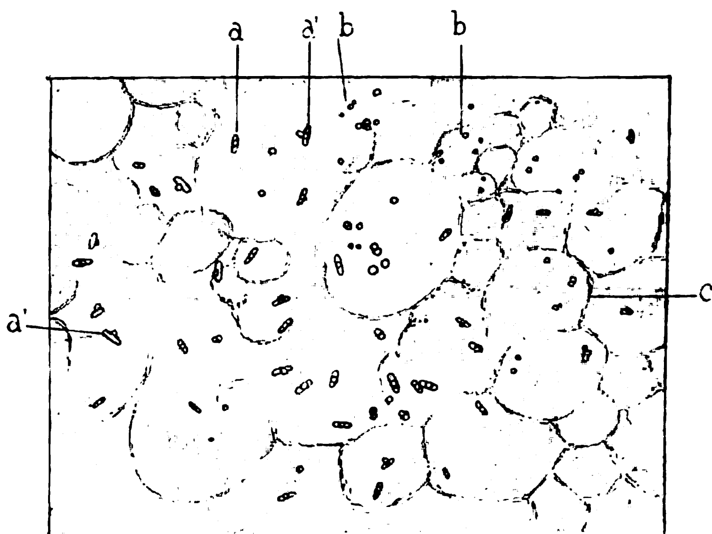


Fig. 10. — Portion de moelle d'*Arthropitus lineata* désorganisée par le *Micrococcus Guignardi*, le *Bacillus Tieghemi*, etc. — *a*, *Bacillus Tieghemi* avec une spore placée au milieu de la longueur du bâtonnet; *a'*, *a'*, bâtonnets dans lesquels la spore a germé et fait hernie au dehors; *b*, *b*, *Micrococcus Guignardi* accompagné d'un autre plus volumineux mesurant 3 à 4 μ de diamètre; *c*, membranes des cellules en partie détruites par les bactéries.

Bacillus Tieghemi B. Renault. — Le *Bacillus Tieghemi* se rencontre dans les tissus parenchymateux en putréfaction de l'*Arthropitus lineata*, de l'*Annularia stellata*, des stolons d'*Arthropitus bistriata*. Toujours en petite quantité, il semble ne se montrer que vers la fin de la désorganisation des tissus, comme le *Bacillus vorax* du Culm.

Il se présente sous la forme de bâtonnets longs de 6 à 10 μ, larges de 2 μ, 2 à 3 μ, 8; il contient vers son milieu une

spore sphérique plus colorée, mesurant 2 μ de diamètre. En germant sans changer de place, cette spore produit un bâtonnet dirigé normalement au premier; il est arrondi à ses deux extrémités, rappelle le *B. Amylobacter*, mais en diffère par quelques particularités que nous indiquerons plus tard en revenant sur ce sujet.

L'intérieur du Bacille est clair, on ne distingue aucune trace de protoplasma, sa membrane et celle de la spore sont très minces et ne mesurent que 0 μ, 2.

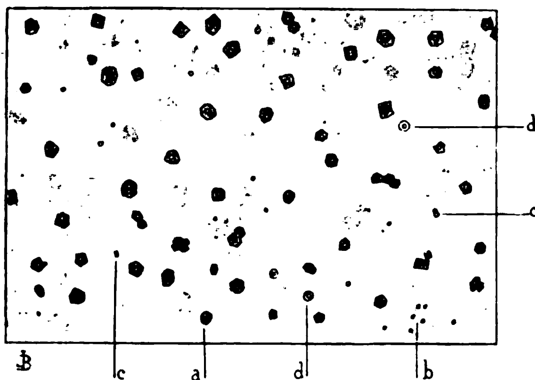


Fig. 11. — Coupe montrant des Micrococques ayant servi de centre de cristallisation. — *b*, Micrococques isolés; *c*, diplocoques; *d*, Micrococques autour desquels il s'est formé une gaine sphérique; *o*, Micrococques placés au centre d'un cristal cubique ou octaédrique.

Quelquefois on remarque deux spores, mais alors elles occupent les deux extrémités.

Le *Bacillus Tieghemi*, dans quelques cas, a servi de centre de cristallisation à la silice, il est devenu plus volumineux, les extrémités, au lieu d'être arrondies, sont pyramidales, et il ressemble à un petit prisme hexagone bipyramidé.

Cet exemple de Bactériacée ayant servi de centre d'attraction à un cristal n'est pas un fait isolé; on l'observe au contraire assez fréquemment; tantôt ce sont des cristaux de pyrite qui se sont produits autour de la Bactériacée; tantôt ce sont des substances transparentes comme de la silice ou des silicates, qui ont cristallisé; on distingue alors au milieu

du cristal, prismatique, octaédrique ou cubique (fig. 11, *a*), un Microcoque; quelquefois il y en a deux réunis.

Ils peuvent avoir été simplement le centre d'un dépôt non cristallin *d*, qui semble avoir augmenté leur diamètre.

D'autres fois ce sont des zooglées, comme nous le verrons plus loin, qui ont déterminé ces dépôts amorphes ou cristallins, et ont été le point de départ de la formation de roches sphérolithiques plus ou moins importantes.

Bacillus Gramma B. Renault. — Le *Bacillus Gramma*

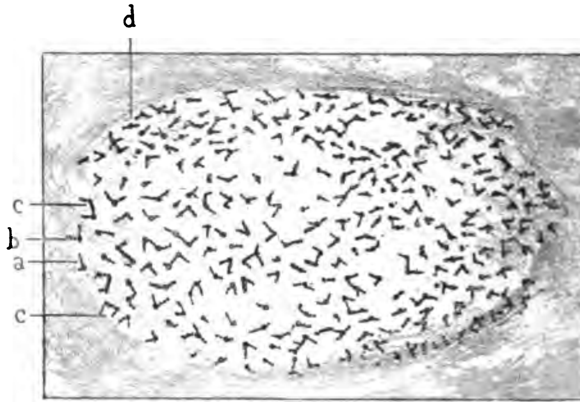


Fig. 12. — Culture naturelle de *Bacillus Gramma*. — *a*, bâtonnet terminé par une spore qui a germé; *b*, deux bâtonnets réunis en forme de V; *c*, trois bâtonnets réunis en forme d'U; *d*, bâtonnets rectilignes contenant une spore médiane plus développée que les autres.

n'a été jusqu'ici rencontré qu'à l'intérieur de sporanges de Fougères, entre les spores, ou quand celles-ci avaient été détruites, contre la paroi interne des sacs sporifères.

Ce Bacille a donc eu spécialement pour habitat les fructifications de certaines Fougères, telles que le *Pecopteris densifolia*, le *Pecopteris oreopteridia*. Nous l'avons rencontré dans les gisements silicifiés d'Autun et dans ceux de Grand'Croix.

Les bâtonnets sont tantôt isolés; tantôt ils restent groupés par deux, trois, quatre; les articles ne sont pas dans le prolongement les uns des autres, mais font entre eux des angles

variables. Si deux articles sont soudés par leurs extrémités, ils se disposent en V à branches plus ou moins écartées (*b*, fig. 12). S'ils restent soudés par trois, ils peuvent simuler un Z ou un U (*c*), etc. On peut retrouver, dans une colonie de ce Bacille, la forme d'un grand nombre de caractères graphiques : de là le nom que nous lui avons donné.

Un bâtonnet isolé mesure 4 à 4 μ,5 de longueur; il peut être rectiligne, recourbé en arc ouvert ou presque fermé en cercle; sa largeur est de 0 μ,5 à 0 μ,7; la membrane est extrêmement mince et contient une masse protoplasmique colorée en brun. Le protoplasma se divise très promptement en sphérules, 4 à 5, mesurant 0 μ,5, qui deviennent autant de spores; parmi ces spores quelques-unes prennent un développement plus considérable et atteignent 0 μ,7; celles-ci germent et donnent naissance à un bâtonnet de même dimension que le premier et qui se divisera lui-même en sporules.

Si c'est une spore placée à l'extrémité du premier bâtonnet qui a germé, le filament qui en est issu est incliné plus au moins sur lui en forme de V (*b*, fig. 12); ce dernier filament, après avoir produit quatre à cinq spores, peut dans les mêmes conditions émettre un jeune bâtonnet issu de la dernière spore; suivant la direction qu'il prendra, l'ensemble présentera la forme d'un Z ou d'un U. Comme deux ou plusieurs spores peuvent germer dans un même bâtonnet, on conçoit facilement que le nombre des formes graphiques variées que l'on obtiendra ainsi, est presque illimité; cependant le nombre des articles qui restent soudés ensemble ne paraît pas dépasser quatre.

Ce genre de germination des spores à l'intérieur des bâtonnets rappelle celui que nous avons signalé dans le *Bacillus Tieghemi*, mais d'une façon plus complète; il rappelle aussi celui que l'on observe dans quelques Spirilles vivants.

Cette forme de Bacille était assez répandue, puisque nous la retrouvons dans deux gisements éloignés l'un de l'autre et appartenant à des âges différents; elle paraît, jusqu'ici, loca-

lisée à l'intérieur des sporanges de certaines espèces de Fougères.

Mais cette localisation n'entraînait pas cette conséquence, que toutes les spores et les sporanges de Fougères fussent envahis par des Bactériacées de forme bacillaire. Dans les gisements silicifiés d'Autun, en effet, nous avons fait connaître autrefois l'existence, à l'état silicifié, de pinnules de *Pecopteris polymorpha* fructifié.

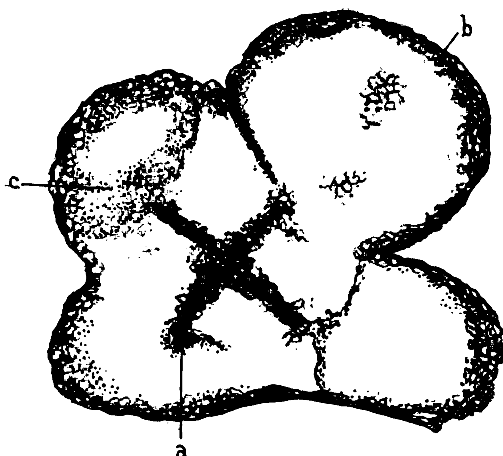


Fig. 13. — Coupe transversale d'un *synangium* de *Pecopteris polymorpha*, faite près de la base. — *a*, axe support, en forme de croix, de quatre sporanges; *b*, paroi d'un sporange; *c*, agglomération de Micrococques.

Les sporanges, au nombre de quatre, forment des *synangium* supportés par un axe présentant en section transversale la figure d'une croix; les parois, amincies vers l'intérieur, viennent se souder à chacune des branches de la croix; c'est le long de ces branches que s'effectuait la déhiscence.

Les sporanges qui, pour la plupart sont vides, contiennent une assez grande quantité de Micrococques de taille différentes, *c*, sans traces de Bacilles.

Les uns mesurent 0 μ,7 à 1 μ, les autres 2 μ environ, enfin une troisième catégorie atteint la taille de 4 μ; ces différents Micrococques se trouvent rassemblés principalement contre les parois des sporanges; un certain nombre, ceux qui mesurent 0 μ, 7 et 1 μ, se voient à l'intérieur des cellules. On les retrouve, mais en petite quantité, au milieu des spores.

Beaucoup de ces Micrococques ont une enveloppe inco-

lore; un certain nombre toutefois sont colorés en brun.

Les plus volumineux, ceux qui mesurent 4 μ, sont souvent un peu irréguliers de forme ; il semble qu'ils étaient morts depuis quelque temps et hypertrophiés, quand ils ont été surpris par les eaux siliceuses.

Il est vraisemblable que les spores de ce *Pecopteris* ont été détruites par ces différentes espèces de Micrococques, qui par leurs tailles rappellent les différentes variétés de *Micrococcus Guignardi* et de *Micrococcus hymenophagus*, que nous décrivons ci-après.

IV. — Bactériacées du terrain houiller supérieur.

Micrococcus Guignardi B. Renault. — Les silex de Grand'-Croix, près Saint-Étienne, contiennent des Bactériacées répandues à profusion dans un grand nombre de débris organiques, provenant de racines, tiges, feuilles, graines, sporanges, et dans un état de décomposition avancé ; ces divers débris, quoique mélangés, ont été envahis par des Bactériacées différentes, soit que l'infection ait précédé leur mélange, soit que la nature de l'organe ait déterminé une sorte de sélection.

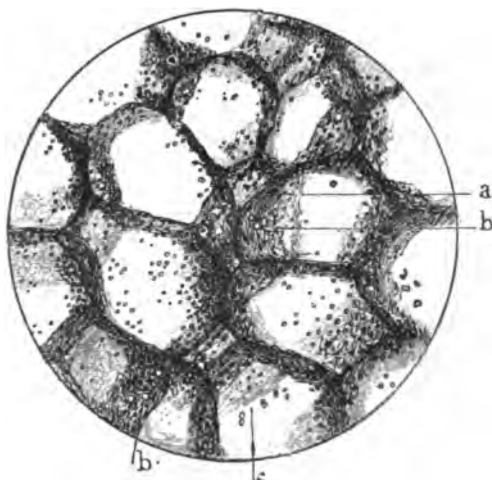


Fig. 14. — *Micrococcus Guignardi.* — *a*, parois des cellules vues en coupe oblique et occupées par de nombreux Micrococques ; *b*, trous creusés dans la paroi et rendus visibles par le départ des Micrococques ; *c*, Micrococques en voie de division.

Une des espèces les plus communes, que nous avons rencontrée également dans les gisements silicifiés des environs d'Autun, est le *Micrococcus Guignardi*. Ce sont de petites

sphères, libres ou soudées par deux, dont le diamètre moyen est de 2 μ,2, à contour très net et coloré en brun.

Souvent ces sphères paraissent transparentes au centre, le contour seul restant visible; d'autres fois elles semblent remplies d'un protoplasma granuleux et plus foncé.

Sous ce dernier aspect elles pourraient être confondues avec de petits grains de pyrite de dimensions analogues, qui sont assez fréquents, soit autour des débris de plantes, soit même à l'intérieur des cellules; ces petits grains de pyrite, plus ou moins arrondis, proviennent sans doute de la réduction par le protoplasma des cellules et par les Microcoques eux-mêmes de sulfate de fer en dissolution. Mais on parvient assez facilement à établir entre eux une distinction. En faisant jouer le microscope, les grains de pyrite restent toujours noirs et opaques; en outre, beaucoup d'entre eux présentent des arêtes et se montrent plus ou moins cubiques; quand ils viennent à se toucher, on voit qu'ils sont simplement en contact et non soudés comme cela arrive quand ce sont des Bactériacées qui vont se diviser.

Les sphères en question ne peuvent être des spores, car un certain nombre d'entre elles sont allongées en ellipsoïdes dont le grand axe atteint 4 μ. Dans quelques-unes, on distingue une cloison dirigée perpendiculairement au grand axe; d'autres enfin, assez nombreuses, sont soudées deux à deux ou séparées, mais très voisines : ce sont les phases successives de développement que l'on remarque chez les Microcoques vivants.

Nous avons rencontré le *Micrococcus Guignardi* avec les divers aspects mentionnés, à l'intérieur du bois de *Calamodendron* et d'*Arthropitus*, de rameaux de Cordaïte, dans différentes racines, mais principalement dans les téguments de graines houillères, telles que *Rhabdocarpus subtunicatus*, *Rh. conicus*, *Codonospermum anomalum*, *Ptychocarpus sulcatus*, *Polylophospermum crassum*, etc.

Cette espèce était donc extrêmement répandue à cette époque et c'est elle qui, tout d'abord, nous a permis d'établir

l'existence incontestable des Microcoques au milieu des débris de plantes en décomposition enfouis dans les marécages houillers.

Lorsqu'on examine une coupe un peu oblique (fig. 14) d'un tissu cellulaire envahi par le *Micrococcus Guignardi*, on remarque de nombreux Microcoques, la plupart isolés, *a*, adhérents aux parois des cellules; quelques-uns sont sous la

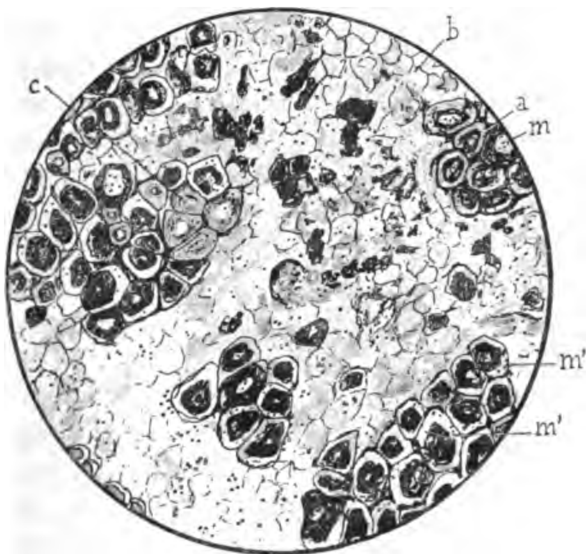


Fig. 15. — Portion du sarcotesta d'un *Rhabdocarpus conicus* coupé transversalement. — *a*, faisceau de fibres hypodermiques; *b*, tissu parenchymateux reliant les bandes hypodermiques, réduit aux membranes moyennes des cellules; *m*, cavité d'une cellule occupée par des Microcoques; *m'*, cellules dans lesquelles les couches cellulosiques d'incrustation sont séparées de la membrane moyenne.

forme de diplocoques, *c*, ils se sont donc divisés sur place. Beaucoup paraissent comme incrustés dans l'épaisseur de la cloison cellulaire et entourés d'une mince auréole incolore; lorsque, par accident, il y en a qui ont quitté, ceux-ci ont laissé un creux hémisphérique qui se détache en clair, *b*, sur la paroi, marquant ainsi la place qu'ils occupaient dans la cloison. On peut en conclure qu'ils ont été saisis en plein travail par la silicification.

D'autres coupes dirigées longitudinalement dans les tissus parenchymateux d'un rameau de Cordaïte, montrent que le tissu tout entier a été envahi par les Microcoques. Cette pénétration s'explique facilement ; car, par places, les parois des cellules sont complètement détruites et laissent ouverts de larges passages.

Il était intéressant de savoir si cette destruction complète était l'œuvre du *M. Guignardi* seul, ou s'il avait été aidé dans ce travail par d'autres Bactériacées.

En multipliant les coupes, nous sommes arrivé à cette conclusion que le *M. Guignardi* s'attaquait particulièrement à la cellulose plus ou moins pure qui constituait l'épaississement des parois des cellules, et qu'il respectait les membranes moyennes ; nous ne voulons pas affirmer toutefois que, dans certaines conditions, il n'était pas capable de dissoudre cette membrane elle-même. Dans l'exemple du tissu de Cordaïte que nous venons de citer, nous avons rencontré une autre espèce de Microcoque, associée au *M. Guignardi*, mais beaucoup plus petite.

Sur la figure 15, qui représente la section transversale d'une portion de sarcotesta appartenant au *Rhabdocarpus conicus*, on voit en *m* une cellule dont les couches d'épaississement n'ont pas été séparées de la membrane moyenne ; les microcoques n'occupent que l'intérieur des cellules. En *m'*, la séparation a eu lieu et les Bactériacées se trouvent à la fois à l'intérieur des cellules et dans l'espace annulaire qui s'est formé entre les couches d'épaississement contractées et la membrane moyenne.

Le *M. Guignardi* a respecté la membrane moyenne, même dans les parties où les couches d'épaississement ont disparu, *c*.

Le tissu parenchymateux *b*, occupant les intervalles des bandes hypodermiques, est également rempli de Bactériacées ; la destruction est bien plus avancée, et dans beaucoup d'endroits on ne distingue plus que des membranes moyennes, déchiquetées et en lambeaux.

Là encore, cette membrane n'est pas complètement détruite et n'a été attaquée qu'en dernier lieu.

Le *M. Guignardi* pouvait dissoudre les parois des cellules, même lorsqu'elles étaient fortement épaissies et lignifiées. La figure 16 montre, en effet, une portion de l'endotesta d'une graine de Grand'Croix dont les cellules bien conservées n'offrent plus qu'une petite cavité centrale. L'épaisseur des parois est traversée par de nombreux et fins canalicules.

Dans certains points, *b*, *c*, la cellulose des parois, malgré son incrustation profonde, a été détruite ; de nombreuses Bactériacées occupent la place de la partie disparue.

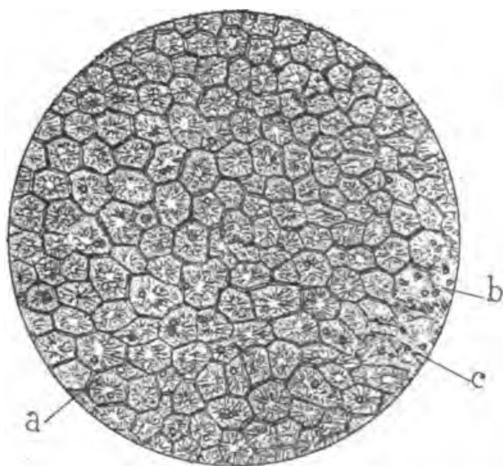


Fig. 16. — *Diplotesta Grand'Euryi*. Portion d'endotesta montrant les cellules fortement incrustées, détruites par le *M. Guignardi*. — *a*, cellules encore intactes; *b*, *c*, cellules envahies et en partie détruites par ce microcoque.

Dans cet exemple, la cavité des cellules ne pouvait être atteinte par le *M. Guignardi*, qu'après la disparition de la membrane moyenne et la destruction des parois incrustées; ici encore, on constate la présence d'un Micrococque plus petit, que nous décrirons dans le paragraphe suivant.

Le *M. Guignardi* est extrêmement fréquent dans les silex de Grand'Croix; il s'y rencontre dans les débris végétaux les plus variés, mais non dans tous. Parmi les fragments plus ou moins décomposés, il s'en trouve d'autres qui présentent une conservation parfaite, sans traces de Bactériacées; ces fragments n'ont donc pas macéré avec les premiers.

On peut en conclure qu'au moment de l'invasion des eaux

siliceuses, l'arrivée de ces débris était récente ou qu'ils provenaient de régions moins peuplées de microorganismes.

Il se trouve également en assez grande quantité dans les silex d'Autun, mais sa présence y est souvent masquée par des dépôts ocreux. Nous l'avons retrouvé dans des bois d'*Arthropitus lineata* et *medullata*, de *Leiodermaria spinulosa*, de *Medullosa stellata*, d'*Heterangium bibractense*, etc.

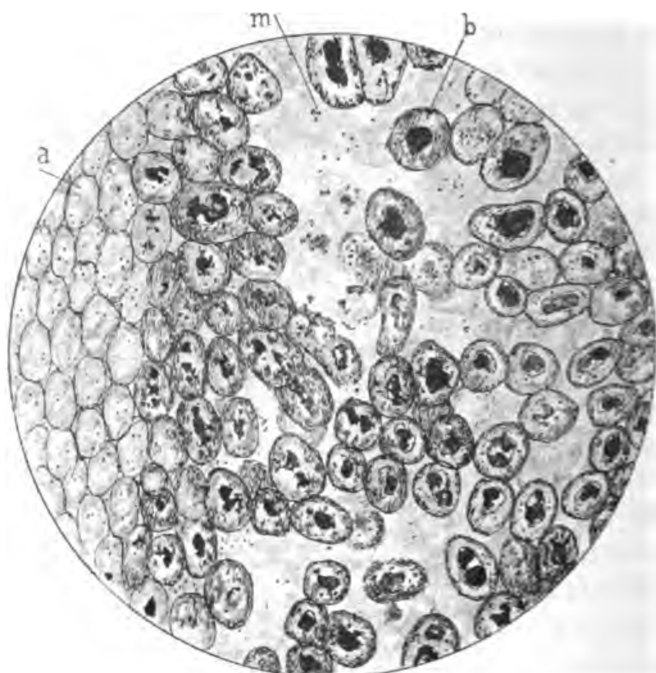


Fig. 17. — *Diplotesta Grand'Euryi.* Sarcotesta dont les cellules sont dissociées par le *Micrococcus hymenophagus.* — *a*, cellules encore réunies en tissu; *b*, cellules dont la membrane moyenne a été dissoute et qui sont devenues libres; *m*, *Micrococcus hymenophagus.*

Micrococcus hymenophagus. — A deux reprises nous avons signalé déjà la présence d'un autre Microcoque, accompagnant le *Micrococcus Guignardi.*

Les exemples suivants vont nous permettre de l'étudier plus complètement.

Sur la figure 17, qui représente une coupe faite dans le

sarcotesta d'une graine, on remarque en *b* que les cellules sont séparées les unes des autres et comme flottantes.

Entre les cellules disjointes ou en voie de se disjoindre, on

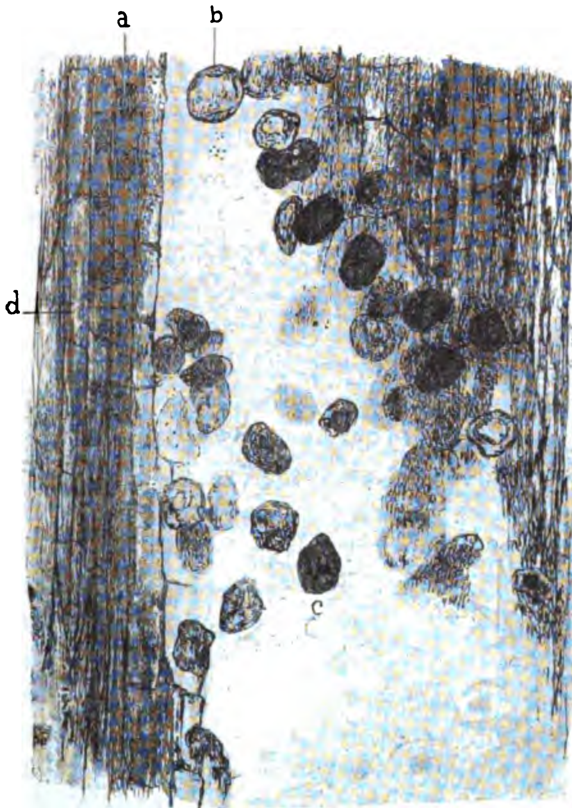


Fig. 18. — *Rhabdocarpus cyclocaryon*. Portion de sarcotesta coupé longitudinalement. — *a*, partie du parenchyme dont les cellules ne sont pas encore dissociées : à l'intérieur on distingue les masses contractées du protoplasma; *b*, une cellule isolée, mais munie de son enveloppe; *c*, masse protoplasmique devenue libre par la destruction des parois de la cellule; *d*, portion de tissu non altéré.

constate la présence de nombreux Micrococques de couleur brune, mesurant dans les échantillons de Grand'Croix 0 μ, 7 à 0 μ, 9. Ceux que nous avons signalés dans les *Stigmaria*, les *Arthropitus*, etc., d'Autun ne dépassaient pas en diamètre 0 μ, 54.

On retrouve de part et d'autre les mêmes phases de développement, c'est-à-dire que quelques-uns, après s'être allongés en ellipsoïde, se cloisonnent et produisent deux cellules sphériques qui restent réunies pendant quelque temps; celles-ci se séparent ensuite, mais en restant voisines ; souvent une des deux se divise à son tour, quelquefois toutes les deux en suivant la même direction, de façon à figurer un court bâtonnet formé de deux, trois, quelquefois quatre Micrococques disposés en ligne droite.

Les différences de taille et de gisement nous ont engagé à créer deux variétés, le *Micrococcus hymenophagus* A pour ceux de Grand'Croix et le *Micrococcus hymenophagus* B pour ceux des environs d'Autun.

Chaque plante, comme nous l'avons dit, semble avoir été envahie au moins par deux Bactériacées, de formes, de tailles et de fonctions diverses, l'une s'attaquant à la membrane moyenne des cellules, l'autre à leurs épaississements.

Nous trouverons souvent l'occasion de préciser ces associations de Micrococques entre eux ou avec des formes bacillaires. En ce qui concerne le *M. Guignardi* et le *M. hymenophagus*, que nous pouvons prendre ici comme exemples, de leur action simultanée ou successive sur les plantes, résultent les aspects si variés présentés par les tissus qui ont subi une macération prolongée.

Si le *M. hymenophagus* agit seul et en premier lieu, les cellules se décollent (*b*, fig. 17 et 18), se désagrègent, emportant leur protoplasma ou leur contenu. Leur contour bien défini, leur forme polyédrique ou un peu arrondie indiquent qu'il existe encore une enveloppe résistante autour du protoplasma, la membrane commune seule a été dissoute.

Si le *M. Guignardi* débute au contraire seul, on ne trouve plus après son action prolongée que la trame légère formée par les cloisons moyennes (*b*, fig. 15).

Les deux fonctionnant en même temps, la destruction était plus rapide. Les enveloppes des cellules ayant disparu,

leur contenu : protoplasma ou autres substances formant des masses irrégulières *c* (fig. 18), persistait seul pendant quelque temps ; mais bientôt, ces masses se détruisaient à leur tour, en perdant d'abord leur coloration, puis en se désagrégeant.

Nous en avons observé souvent qui étaient devenues diffluentes et occupées par le *M. Guignardi* et le *M. hymenophagus ;* peut-être ces deux espèces jouissaient-elles l'une et l'autre de la propriété de dissoudre le protoplasma.

Il n'est pas rare de trouver, à la place d'une cellule dont les divers éléments ont à peu près complètement disparu, une zooglée composée des dernières Bactériacées qui ont achevé sa destruction.

De ce qui précède, il résulte que les Micrococques liasiques, permiens et houillers jouissaient de la propriété de dissoudre la couche cellulosique de composition plus ou moins complexe des cellules végétales, la membrane moyenne et le protoplasma.

Les cuticules, les enveloppes des spores et des macrospores, paraissent leur avoir résisté au moins plus longtemps; nous verrons que certaines Bactériacées étaient affectées à la destruction de certaines parties des sporanges et des spores de Fougères.

Les racines, les rameaux, les fragments de tiges, de feuilles, etc., se présentent à tous les états de décomposition. Cependant, il est facile de constater qu'il y a, pour chacun de ces débris, un ordre, suivant lequel l'altération s'est produite ; ce sont les parties molles, parenchymateuses, qui ont été attaquées les premières, puis les portions plus résistantes comme les trachéides du bois, les fibres libériennes, les cellules hypodermiques, en dernier lieu les couches subéreuses et la cuticule.

Pour exemple, nous choisirons celui fourni par les racines de Calamodendrons, si communes dans les gisements de Grand'Croix.

Les stades divers de décomposition que nous y avons observés sont :

1° Tous les tissus parenchymateux de l'écorce et du bois ont disparu ; il ne reste que le cylindre ligneux dépourvu de ses rayons cellulaires, le liège et la cuticule.

2° Le liège a été détruit, la partie la plus extérieure du cylindre ligneux a été désorganisée ; les régions les plus lignifiées du bois et la cuticule seules persistent.

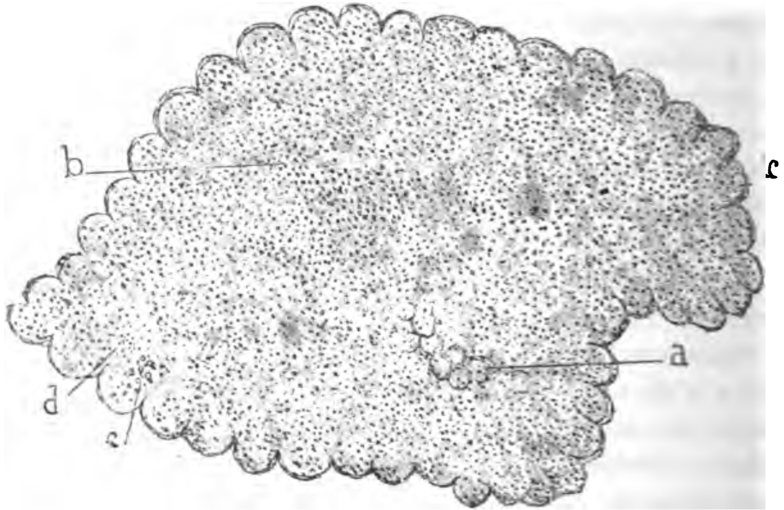


Fig. 19. — Racine de *Calamodendron* envahie par des Bactériacées. — *a*, traces de tissu vasculaire ; *b*, intérieur de la racine occupée par les deux espèces de Micrococques : *M. Guignardi* et *hymenophagus ;* *c*, cuticule conservée.

3° Il ne reste que la cuticule.

La figure 19 représente une racine en voie d'arriver à ce troisième stade ; en *a*, on ne distingue plus que quelques traces assez vagues de tissu vasculaire, et en *c*, la cuticule, moulage de la première couche de cellules épidermiques, qui a disparu.

Dans l'espace circonscrit par la cuticule *c*, le microscope montre des quantités innombrables de *M. Guignardi* et de *M. hymenophagus*.

Il est clair que si les végétaux ont été arrêtés à l'un de ces

trois stades de décomposition pour former ensuite la houille, par simple compression dans un milieu perméable, celle-ci devra se montrer, au microscope, composée de tissus qui peuvent varier, mais où prédomineront certains d'entre eux. On sait déjà qu'il existe des houilles formées presque uniquement de la partie subéreuse des Sigillaires et des Lépidodendrons, de l'épiderme de feuilles de Cordaïtes superposées ; plus loin nous citerons des combustibles constitués seulement par des cuticules.

On comprend dès lors que la composition de la houille soit une conséquence directe de l'état de décomposition dans lequel le travail microbien a laissé les débris végétaux. Nous aurons à étudier et à préciser plus tard les causes diverses ayant favorisé ou interrompu cette action des Bactériacées qui ont joué, comme on le voit, un grand acte dans la formation des combustibles minéraux.

De même que dans les gisements permiens d'Autun, les Bacilles sont plus rares, dans les silex des environs de Grand'Croix, que les Microcoques. Les pages qui précèdent ont été presque uniquement consacrées à décrire ces dernières Bactériacées et à examiner les altérations produites dans les tissus végétaux.

Il nous reste cependant à faire connaître un Bacille, découvert par M. Roche dans les sporanges vides d'un *Pecopteris*, mais que nous avons retrouvé ensuite dans des sporanges encore remplis de spores.

Bacillus ozodeus, n. sp. — Le nouveau Bacille a été rencontré d'abord sur la paroi interne des sporanges d'une espèce de *Pecopteris*, que nous désignerons sous le nom de *P. Asterotheca longitheca* provenant de Grand'Croix. Depuis, nous l'avons trouvé en grande quantité au milieu de sporanges remplis de spores et entourant ces dernières en tous sens.

Ce Bacille se présente sous la forme de bâtonnets longs de 4 à 5 μ quand ils sont libres, rectilignes, rarement recourbés en arc. La membrane, très mince, à peine visible, mesure 0 μ,2,

le protoplasma est de couleur foncée ; il se divise promptement en masses distinctes qui formeront des spores ; on en

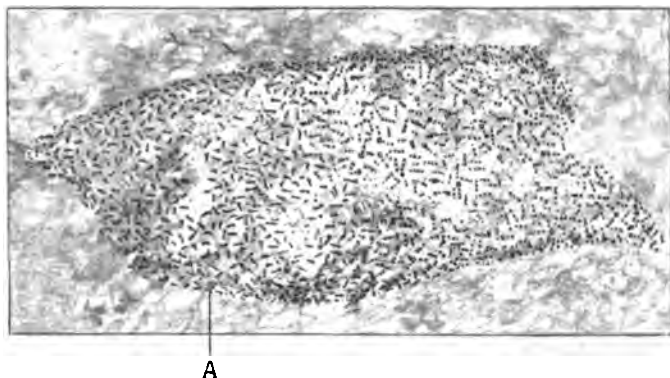


Fig. 20. — Culture naturelle de *Bacillus ozodeus* prise à la surface interne d'un sporange, d'après une photographie. — A, Bacilles généralement rectilignes.

compte quatre, quelquefois cinq mesurant 0 µ,5 à 0 µ,6. La largeur du Bacille est de 0 µ,7 à 0 µ,8.

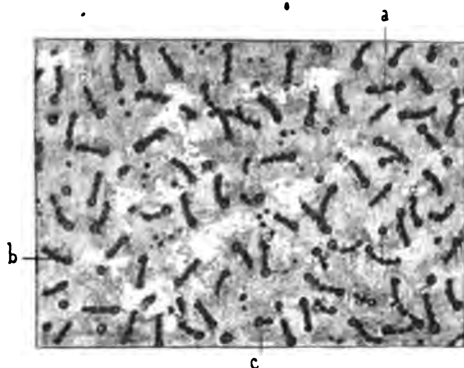


Fig. 21. — *Bacillus ozodeus* plus grossi. — *a*, *b*, Bacilles isolés munis d'une spore à leur extrémité; *c*, spore isolée germant.

Très fréquemment la spore terminale prend un développement plus considérable que les autres et peut atteindre 1 µ de diamètre ; le Bacille possède alors un faux air du Bacille de la diphtérie de Löffler.

Il n'est pas rare de voir, dans un même Bacille, plusieurs spores prendre plus d'accroissement : tantôt ce sont les deux spores terminales ; tantôt ce sont des spores intermédiaires, devenues libres : elles germent et l'on rencontre des bâtonnets plus ou moins avancés, encore adhérents à leur enve-

loppe. Souvent aussi, les articles ne se séparent pas tout de suite, et nous avons observé des filaments composés de trois à quatre Bacilles : comme à chaque articulation les deux bâtonnets qui se touchent ne sont pas en ligne droite, l'ensemble se présente sous la forme d'une ligne brisée ; chaque article montre quatre à cinq nodosités correspondant aux spores incluses.

C'est cet aspect qui nous a engagé à donner le nom spécifique de *ozodeus* à ce Bacille.

La figure 22, faite d'après une photographie, représente

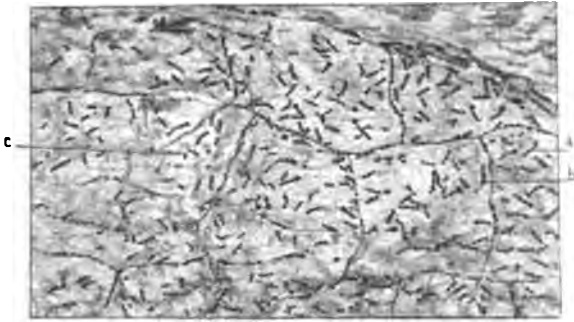


Fig. 22. — *Bacillus ozodeus* fixés sur la membrane interne d'un sporange de Fougère.

la paroi interne d'un sporange couverte de bacilles en voie de la détruire.

Mais, comme nous l'avons déjà dit, cette espèce s'attaquait également aux spores, et bien que contenues encore dans le sporange, leur surface en est quelquefois complètement recouverte.

La destruction de l'enveloppe et du contenu devait s'effectuer assez rapidement ; et à la place de la spore, on trouve quelquefois une zooglée, formée d'un assez grand nombre de Bacilles et qui a conservé la forme de l'organe disparu.

Le *Bacillus ozodeus* rappelle, dans une certaine mesure, le *Bacillus Gramma*. Comme lui, il est formé d'articles sporifères, qui deviennent libres ou qui restent soudés en nombre variable ; mais les articles isolés sont droits et ne se recour-

bent pas en arc comme ceux du *Bacillus Gramma;* de plus, quand plusieurs articles sont adhérents, ils ne forment qu'une ligne brisée aux articulations, et non des figures plus ou moins compliquées rappelant des lettres d'un alphabet.

Nous n'avons rencontré cette espèce que dans le *Pecopteris longitheca* de Grand'Croix.

Le *Bacillus ozodeus* et le *B. Gramma* paraissent avoir dirigé leur action spécialement sur le contenu des sporanges de certaines Fougères, car le limbe des pinnules portant les *synangium* ne renferme dans son tissu aucune trace de ces Bactériacées.

Bacillus Gramma, var. *tenuis*.

Ce Bacille affecte la forme de courts bâtonnets, longs seulement de 2 μ à 2 μ,5, larges de 0 μ, 6. Les spores, que l'on distingue à peine, mesurent 0 μ,4 : les bâtonnets sont arqués quand ils sont libres; on les rencontre parfois réunis par deux en V ou par trois, dans ce cas, le filament ne forme pas une ligne brisée aux articulations comme le *Bacillus ozodeus;* mais une ligne ondulée ou roulée en spirille.

On ne remarque pas que certains spores acquièrent une supériorité de taille sur les autres, aussi grande que celle signalée dans l'espèce précédente.

Les Bacilles sont accompagnés de granulations extrêmement petites, qui semblent des spores issues des bâtonnets.

Cette variété ne s'est rencontrée jusqu'ici que dans des sporanges de Fougères, et fixée contre la paroi interne.

Ses dimensions la différencient assez facilement du *Bacillus Gramma*, et sa forme, du *Bacillus ozodeus*.

V. — Bactériacées du terrain houiller moyen.

Micrococcus scoticus, var. A, et var. B. — Nous avons recherché les Bactériacées dans les rognons carbonatés renfermant des débris de plantes et provenant de différentes régions du terrain houiller moyen.

En général, les tissus sont beaucoup plus altérés que lors-

qu'ils ont été conservés par la silice; les Bactériacées sont également plus difficiles à reconnaître et à étudier.

Cependant nous avons reconnu la présence des Microcoques dans les magmas carbonatés des environs de Manchester, au milieu des fragments de *Stigmaria* de cette région, et de leurs appendices.

Ce sont des corps sphériques de très petit diamètre, mesurant 0 μ, 5, colorés en brun, que l'on rencontre sur les parois amincies de cellules formant la partie parenchymateuse de l'écorce de *Stigmaria ficoides*, et de celles des appendices. Ces Microcoques ne sont visibles que dans les régions très altérées; dans les points où la décomposition est moins avancée, on voit d'autres Microcoques mesurant 1 μ de diamètre : peut-être s'attaquaient-ils aux épaississements.

Les échantillons de Petticur (Écosse) nous ont offert également deux variétés de Microcoques occupant les tissus mous de l'*Heterangium Grievi :* l'une mesure 1 μ, l'autre 0 μ, 5 : la première se rencontre presque toujours isolée, la seconde au contraire forme souvent des zooglées, les dimensions sont les mêmes que celles des deux espèces que nous avons signalées dans les échantillons des environs de Manchester. La plus grande dissolvait sans doute les épaississements, tandis que l'autre s'attaquait surtout aux membranes moyennes.

Comme nous ne pouvons affirmer que ces deux espèces sont identiques aux *Micrococcus Guignardi* et *M. hymenophagus*, dont elles diffèrent par l'âge de gisement et par les dimensions, nous les désignerons sous le nom de *Micrococcus scoticus*, var. A et B.

Dans aucun des échantillons que nous avons examinés, nous n'avons rencontré de forme bacillaire.

Ce n'est pas seulement au milieu des débris de plantes du terrain houiller moyen, que nous avons rencontré des Bactériacées, mais encore au milieu des schistes et des coprolithes qu'ils renferment.

Les coprolithes des schistes bitumineux d'Oakbank

(Écosse) contiennent d'assez nombreux fragments d'os et d'écailles, à l'intérieur des cellules osseuses, dans leurs canalicules; et dans les plaques éburnées des écailles, on rencontre de nombreux Microcoques : ceux que nous avons observés mesurent 0 μ, 7.

Si les espèces ne paraissent pas aussi nombreuses que dans les coprolithes des schistes autunois, cela tient, sans doute, uniquement à ce que les échantillons nous ont manqué pour faire des préparations en quantité suffisante.

Nous désignerons cette espèce sous le nom de *Micrococcus lepidophagus*, var. *d*.

VI. — Bactériacées du Culm.

Les Bactériacées sont fort nombreuses dans les silex d'Esnost près Autun (Saône-et-Loire), de Combres, de Lay, de Régny (Loire).

Nous y avons reconnu deux formes, l'une bacillaire, l'autre coccoïde.

Bacillus vorax B. Renault. — Le *Bacillus vorax* est assez abondant dans certains rognons siliceux d'Esnost, contenant des débris très altérés, parmi lesquels on ne reconnaît guère que quelques lambeaux de cuticules ou de vaisseaux, qui semblent avoir appartenu à des racines.

La figure 23 représente un organe à section transversale elliptique, sans traces de vaisseaux à l'intérieur, ni de cuticule à l'extérieur, mais rempli d'un nombre considérable de Bactériacées.

La présence de quelques fragments de racines moins altérées qui se trouvent dans le voisinage et contenant également une multitude de ces organismes, est la raison qui nous porte à croire que c'est un organe de même nature, mais plus profondément décomposé.

L'état d'altération dans lequel se trouvent tous les fragments végétaux avoisinants, et que nous attribuons à la présence de ce Bacille, lui a valu son nom spécifique.

Les Bactériacées sont rassemblées à la périphérie de la section, où elles forment une couche épaisse, sans ordre et sans orientation déterminée.

Elles ont la forme de bâtonnets à contours mal définis, rectilignes, cylindriques, présentant très souvent sur leur longueur des reliefs arrondis, contigus, ou espacés régulièrement.

La longueur des bâtonnets est de 12 à 15 μ; leur largeur de 2 à 2 μ, 5 ; l'enveloppe altérée et probablement gonflée,

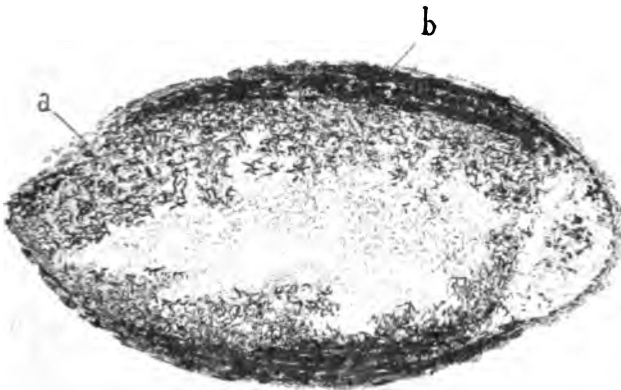


Fig. 23. — Organe renfermant un nombre considérable de *Bacillus vorax*. — *a*, amas de Bacilles rassemblés près de la surface; *b*, contour de la racine (?) complètement désorganisé.

est rarement distincte; elle mesure, quand elle est visible, 0 μ, 4.

Le protoplasma, qui occupe l'axe du bâtonnet, est granuleux et de couleur foncée ; tantôt il se présente comme un cylindre à diamètre inégal, pour ainsi dire noueux; tantôt il est nettement divisé en masses sphériques, qui ne peuvent être que des spores.

On en compte généralement cinq à six par bâtonnet. Leur diamètre est de 1 μ environ ; elles sont parfaitement sphériques, noires, également écartées. D'ordinaire leur présence se trahit extérieurement, sur de bonnes photographies, par des renflements équidistants de la membrane, ou par de pe-

tites sphères qui se touchent et que l'on voit par transparence à travers cette même membrane.

Des cloisons à peine distinctes séparent certains bâtonnets, probablement plus jeunes, en autant d'articles qu'il y a de spores ; mais dans la plupart, ces cloisons ont disparu et les spores, devenues libres, ne paraissent retenues que par une sorte de mucilage.

Dans quelques bâtonnets, on ne voit plus de membrane, mais les spores ont conservé leur direction en ligne droite ; d'autres fois, elle s'est trouée par gélification partielle et l'on distingue des spores entourées d'une couche mucilagineuse sortant par l'ouverture.

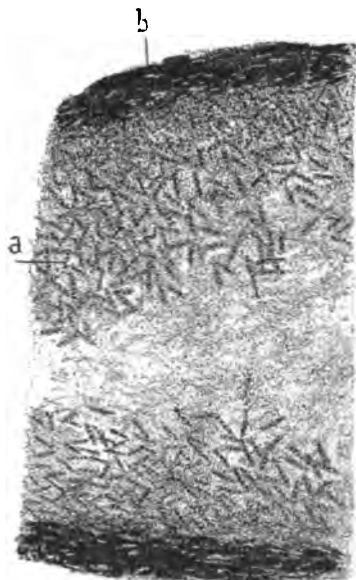


Fig. 24. — Portion de la coupe précédente plus grossie. — *a*, amas de Bacilles ; *b*, contour de l'organe complètement décomposé.

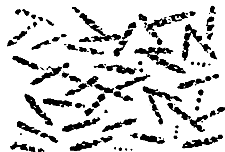


Fig. 25. — *Bacillus vorax* grossi 600 fois. La membrane est peu distincte ; elle a disparu quelquefois, mais les spores ont conservé leur position première.

Cette sortie peut s'effectuer par l'une des extrémités du bâtonnet, ou bien ce dernier paraît comme éventré sur le côté, laissant les spores en liberté.

Au milieu des Bacilles, on trouve de nombreuses spores qui sont à divers états de germination.

Les bâtonnets que nous avons examinés étaient isolés, très rarement soudés bout à bout par deux, comme cela se présente pour le *B. permiensis* et le *B. granosus*. Il est vraisemblable que ce mode de division n'était pas le procédé habituel de multiplication, car on en rencontre n'ayant que 3 μ

de longueur et présentant déjà une sorte de cloison. D'autres mesurent 6 μ, 9 μ et en possèdent deux et quatre. Les spores apparaissaient de bonne heure et se dispersaient comme nous l'avons indiqué.

Dans une certaine mesure, le *Bacillus vorax* rappelle le *Bacillus megaterium* de de Bary (1); mais la taille du bacille fossile est plus considérable (2) : ses spores sont sphériques au lieu d'être ellipsoïdales; de plus, l'intervalle de temps qui les

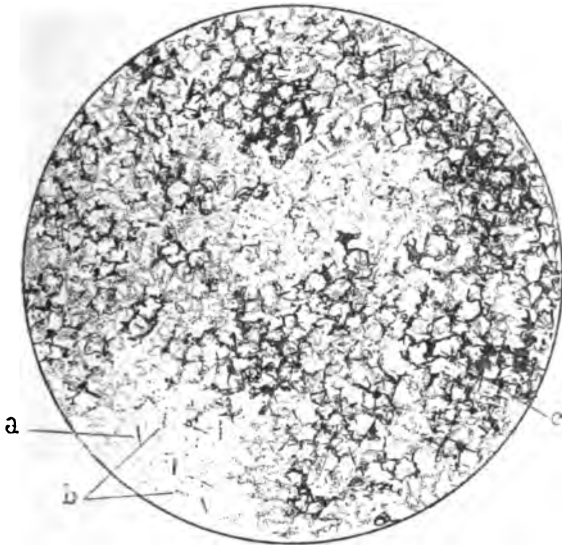


Fig. 26. — Tissu détruit en partie par des Bactériacées; *a*, bâtonnets de *Bacillus vorax*; *b*, spores de *Micrococcus priscus*; *c*, tissu cellulaire dont il ne reste plus que les membranes moyennes en partie détruites.

sépare est si grand que l'on peut sans hésiter en faire deux espèces distinctes.

On ne peut le confondre avec le *B. ozodeus*, qui ne mesure que 4 à 5 μ en longueur de 0 μ, 6 à 0 μ, 7 de largeur, et se rencontre contre la paroi interne des sporanges du *Pecopteris longitheca* de Grand'Croix.

(1) De Bary, *Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien*, p. 499. Leipzig, 1884.

(2) Le *B. megaterium* mesure 4 à 6 μ de longueur et 2 μ,15 de diamètre.

Son habitat paraît être les débris végétaux arrivés au terme de leur putréfaction ; l'absence de cuticule ou de vaisseaux là où il pullule, ferait croire qu'il jouissait de la propriété de faire disparaître ces derniers vestiges organiques si résistants.

A cette époque reculée du Culm, les tissus végétaux se



Fig. 27. — Cellules dissociées par les Bactériacées. — *a*, cellules avec une portion de leurs parois et de leur protoplasma ; *b*, protoplasma devenu libre et considérablement amoindri par les Bactériacées.

montrent dans un état de destruction aussi varié à Esnost qu'à Grand'Croix et à Autun.

La figure 26 représente une portion de tissu d'un pétiole de *Diplolabis esnostensis*, dans lequel les cellules sont réduites à leurs membranes moyennes *c*, plus ou moins déchiquetées; le dépôt mixte de cellulose épaississant la membrane et le protoplasma ayant été dissous, les cellules ont en grande partie perdu leur forme primitive, et dans certaines régions là où se trouve le *Bacillus vorax*, *a*, toute trace d'organisation a disparu.

D'autres fois, les cellules se sont disjointes (*a*, fig. 27) tout

en conservant à peu près leur forme primitive, en même temps qu'une partie de leur enveloppe cellulosique plus ou moins épaisse. D'autres fois, les membranes moyennes et cellulosiques ont été détruites ; il ne reste que le protoplasma, contracté, granuleux, déformé, plus ou moins amoindri.

Cette résistance temporaire à la destruction pourrait être attribuée à la fixation de quelque produit antiseptique dissous dans les eaux brunes, avant l'arrivée des eaux siliceuses. Sur une même préparation (fig. 27), on peut suivre les divers états de désagrégation des masses protoplasmiques, qui finissent par diminuer de volume, s'éclaircir et se fondre.

Ces divers états de désagrégation ne sont pas dus à l'action unique et prolongée du *Bacillus vorax;* d'autres Bactériacées que nous allons décrire ont concouru à son œuvre de destruction.

Micrococcus priscus B. Renault. — Le *Micrococcus priscus* est formé de cellules sphériques, noires, isolées ou disposées par deux ou par trois en ligne droite (*b*, fig. 26), sans aucune trace de membrane commune ; leur diamètre mesure 0 μ, 6 à 0 μ, 7.

Ces corps pourraient être pris pour des spores de *Bacillus vorax* disséminées ; mais leur taille est inférieure à celle des spores contenues dans les bâtonnets de ce Bacille ; en outre, nous les avons rencontrés rangés en files le long des arêtes de vaisseaux scalariformes appartenant à des Lépidodendrons d'Esnost et de Combres, et suivant les lignes transversales de ces vaisseaux. Ils s'observent aussi, entre les cellules de tissus variés qui ne présentent aucune trace de ce Bacille.

Nous avons donc été amené à penser que ces corps sphériques, un peu plus petits que les spores du *Bacillus vorax*, sont des Microcoques.

La position qu'ils occupent habituellement sur les arêtes communes des vaisseaux contigus et leur présence entre les cellules qui sont disjointes, nous font croire qu'ils jouaient le

même rôle que le *Micrococcus hymenophagus*, c'est-à-dire qu'ils s'attaquaient plus volontiers aux membranes moyennes. Cependant, comme nous ne pouvons affirmer que ce soit la même espèce de Microcoque qui ait vécu à l'époque du Culm et à l'époque houillère, nous lui avons donné le nom de *Micrococcus priscus*.

Micrococcus esnostensis, var. A et var. B, B. Renault. — Dans l'épaisseur du liège du *Lepidodendron esnostense*, et *L. rhodumnense*, dans les bois de *Bornia*, les pétioles de *Diplolabis esnostensis*, etc., il n'est pas rare de rencontrer des Microcoques d'une taille plus considérable que celle du *Mic. priscus*. Nous les avons vus en place sur les parois des cellules subéreuses du *L. esnostense*, plus ou moins incrustés dans l'épaisseur de la paroi, tantôt à l'état isolé, tantôt sous la forme de diplocoques. Ils mesurent 2 μ,5, rappellent le *M. Guignardi* par leurs dimensions et la nature de leurs fonctions, car là où on les rencontre, dans les pétioles de *Diplolabis*, il ne reste plus que des lambeaux déchirés de la membrane moyenne, les épaississements ont disparu; ils s'attaquaient donc plus particulièrement aux couches cellulosiques des parois.

Ceux que nous avons rencontrés, disséminés au milieu du bois de *Bornia*, de tissus altérés de *Diplolabis*, étaient plus volumineux; leur diamètre peut varier entre trois et quatre μ. Nous distinguerons ces Microcoques sous le nom de *Micrococcus esnostensis*, var A et B.

Les débris de végétaux du Culm d'Esnost et de Combres étaient donc détruits par l'association d'au moins trois espèces de Bactériacées.

Deux espèces, le *Bacillus vorax* et le *Micrococcus priscus*, que l'on trouve au milieu des restes à peu près complètement désorganisés, sont celles qui achevaient la dissolution des membranes végétales, commencée par les variétés de la troisième espèce, le *M. esnostensis*.

Nos recherches ne sont pas encore assez complètes pour que nous puissions avancer qu'il n'en existait pas d'autres;

peut-être les fructifications des Lépidodendrons, des Fougères de cette époque, etc., nous fourniront-elles l'occasion de confirmer la spécialisation remarquable de certaines Bactériacées.

VII. — Bactériacées du Culm de Tovarkovo.

Micrococcus Zeilleri var. *a*, 0 μ, 5 et var. *b*, 1 μ. — Dans le gouvernement de Toula (Russie), sur divers points, à Milenino, Malovka, Tovarkovo, etc., se rencontre, à la partie supérieure de la formation houillère de cette région, qui appartient au Culm inférieur, une couche de combustible de plus de 20 centimètres d'épaisseur, composée uniquement de cuticules de *Bothrodendron* et d'acide ulmique. M. Zeiller, dans plusieurs notes (1), les a décrites avec détails. Cette couche curieuse, recouverte seulement de dépôts sableux, s'étend sur une surface de plusieurs kilomètres carrés, et a été désignée, quelquefois, sous les noms de *Blätterkohle* et de *Papierkohle*.

Les membranes végétales sont séparées par une substance noire très friable, qui n'est autre chose que de l'acide ulmique, qui en certains points, forme près des 4/5 de la masse. On remarque à travers un assez grand nombre de fines radicelles, qui s'y sont développées, appartenant à des plantes vivantes.

Tantôt les cuticules se présentent sous la forme de lamelles brunes, plus ou moins larges, tantôt sous celle d'anneaux complets, aplatis, mais sans traces de tissus quelconques. Les deux faces internes de l'anneau aplati sont en contact, collées, et souvent fort difficiles à séparer ; la matière noire ulmique est en dehors de l'anneau, et semble ainsi avoir été produite par d'autres portions de végétaux que celles qui étaient recouvertes par les cuticules.

Il était intéressant de rechercher, si ces cuticules d'âge fort ancien présenteraient des traces de Bactériacées. En les

(1) *Annales sciences naturelles, Botanique*, 6e série, t. XIII, p. 217. — *Bull. Soc. bot. de France*, t. XXVII, p. 353.

traitant à plusieurs reprises par de l'ammoniaque froide ou bouillante, on parvient facilement à les débarrasser de l'acide ulmique et à les rendre assez transparentes pour être étudiées au microscope. Le liquide que l'on sépare, est de couleur très foncée, et renferme; même s'il provient d'un traitement par l'ammoniaque bouillante, un nombre considérable de microorganismes mobiles, dont nous n'avons pas à nous occuper en ce moment.

Quant aux cuticules, elles présentent une différence d'aspect sensible, suivant qu'on les examine sur leur face externe ou sur leur face interne.

A l'œil nu ou à la loupe, la face externe paraît unie et luisante; la face interne, au contraire, est mate et terne à cause des empreintes en creux laissées par les cellules épidermiques qu'elles recouvraient.

Après un traitement à froid par l'ammoniaque ou la potasse à 1/10, la face interne offre souvent l'aspect représenté (fig. 28). La cuticule qui recouvre les cellules épidermiques pénètre sensiblement entre elles; il en résulte une sorte de réseau en relief très apparent.

La membrane semble amincie et comme rongée dans un grand nombre de mailles *a*,*a'*; les espaces plus clairs qui résultent de ces amincissements ont des formes très irrégulières comme le montre la figure. Il arrive fréquemment que la cuticule est complètement perforée.

Dans certains échantillons, les amincissements au lieu de se produire par plages plus ou moins irrégulières et accidentées, se sont effectués suivant des lignes dentelées qui, partant des bords, convergent vers le centre des mailles; il n'est pas rare non plus de voir des amincissements de plus en plus prononcés former dans chaque maille des gradins successifs à partir du contour et aboutir à une perforation médiane.

Ces traces évidentes de destruction, que présente la face interne des cuticules, peuvent être attribuées, soit à des agents chimiques, soit à l'action des Bactériacées.

Certains détails, dans lesquels nous allons entrer, nous font pencher pour cette deuxième interprétation.

On remarque, en effet, dans toutes les régions qui ont été entamées, un nombre plus ou moins grand de granulations (*b*, fig. 28), tantôt isolées, tantôt disposées en lignes par deux ou trois ; souvent, quand elles sont placées sur une portion de la membrane qui ne paraît pas corrodée, elles occupent cependant une cavité de même forme qu'elles, creusée dans son épaisseur.

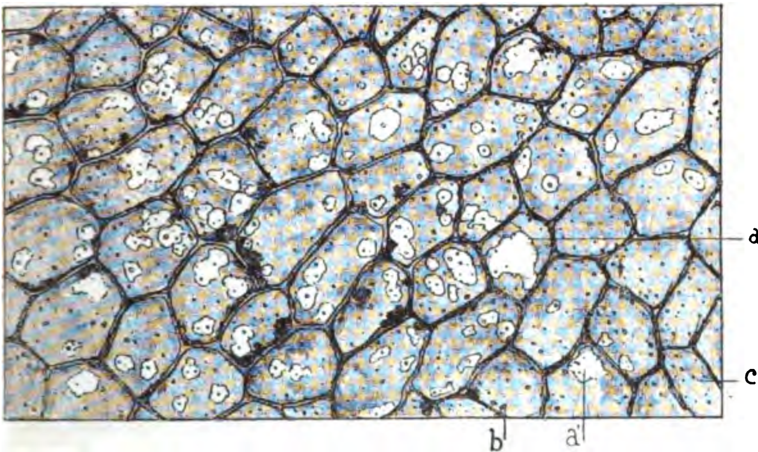


Fig. 28. — Cuticule de *Bothrodendron* de Tovarkovo $\frac{400}{1}$. — *a*,*a'*, régions où la membrane a été plus ou moins corrodée par les Bactériacées ; *b*, Microcoques restés adhérents à la membrane ; *c*, réseau cuticulaire qui pénétrait d'une façon sensible entre les cellules de l'épiderme.

Ces granulations sont arrondies, revêtues d'une enveloppe mince, desséchée, non colorée en brun, et beaucoup moins apparente que celles des Microcoques houillifiés conservés dans la silice ou le phosphate de chaux.

Le diamètre de ces granulations varie entre 0 μ, 5 à 0 μ, 7 et entre 1 μ et 1 μ, 3. Nous pensons que ces granulations sont des Micrococques, qui ont gardé sensiblement leur forme et ont été conservés par un procédé différent de celui de la houillification ordinaire, mais semblable à celui qui a permis aux cuticules, sur lesquelles on les rencontre, de tra-

verser la longue série de siècles qui séparent l'époque actuelle de l'époque du Culm inférieur de Russie.

La fragilité de leur enveloppe doit être très grande et pourtant les Microcoques résistent à plusieurs traitements par l'ammoniaque bouillante, à l'action répétée d'une dissolution de potasse à 1/10, à celle de l'acide chlorhydrique étendu, mais froid. Ils disparaissent au contraire dans une

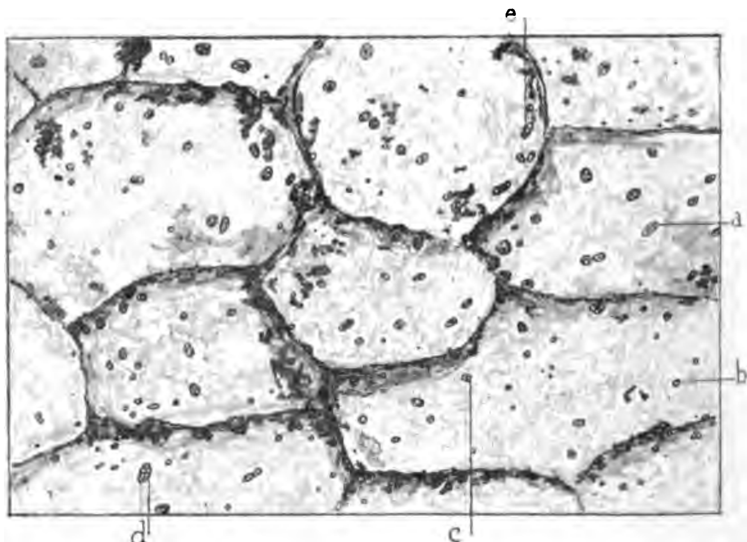


Fig 29. — Cuticule de *Bothrodendron*, face externe $\frac{800}{1}$. — *a*, Microcoques disposés en lignes noires continues simulant un Bacille; *b*, Microcoque isolé; *c*, Microcoque en voie de division; *d*, Microcoques groupés en colonies; *e*, Microcoques réunis par trois en ligne droite.

dissolution bouillante de ce même acide étendu et on trouve, à leur place, la cavité qu'ils occupaient présentant la forme de leur groupement primitif.

On ne peut supposer que ces granulations soient dues à la présence de poussières siliceuses ou calcaires qui se seraient formées ou déposées à la surface interne des cuticules, car ces granulations sont incrustées dans l'épaisseur même des membranes végétales; de plus, dans le cas de la silice, elles résisteraient à l'action de l'acide chlorhydrique froid ou

chaud; dans le cas d'un carbonate, il y aurait même à froid un dégagement gazeux facile à constater au microscope; on ne voit rien de semblable.

Ce ne peut être des dépôts cireux et gommeux, car elles devraient disparaître dans l'alcool, le toluène ou l'eau pure.

A l'œil ou à la loupe, la face extérieure des cuticules paraît plus lisse et plus unie que la face interne qui porte le réseau en relief dont nous avons parlé. Cependant, au mi-

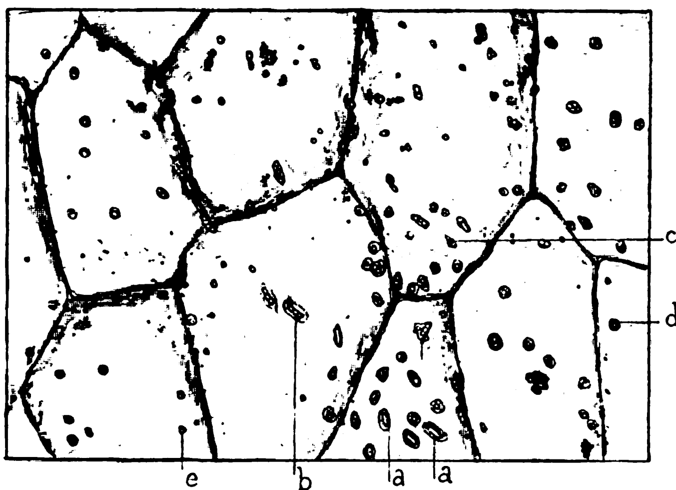


Fig. 30. — Cuticule de *Bothrodendron*, face externe $\frac{800}{1}$. — *a*, Microcoques groupés en ligne et simulant des formes bacillaires; *b*, *c*, groupement par trois dans lesquels on distingue les variétés *b* et *a*; *d*, Microcoque, variété *b*, entouré d'un espace annulaire vide; *e*, Microcoque n'ayant pas encore détruit la membrane autour de lui.

croscope, elle se montre (fig. 29 et fig. 30), parsemée d'un grand nombre de granulations semblables à celles qui recouvrent certaines régions de la face interne.

Soumises aux mêmes traitements, elles se conduisent d'une façon identique. Tantôt ces granulations sont isolées *b* (fig. 29), tantôt sous la forme de diplocoques *c*; d'autres fois elles se montrent groupées en colonies *d*, ou encore disposées en ligne droite au nombre de trois (*e*. fig. 29, et *b*, *c*, fig. 30), simulant un Bacille divisé en trois articles.

Les dimensions sont les mêmes que celles que nous avons signalées pour la face interne, c'est-à-dire que l'on peut former deux groupes renfermant des granulations, dont les unes offrent un diamètre variant 0 μ, 5 à 0 μ, 7, les autres compris entre 1 μ et 1 μ, 3. Ce sont surtout les dernières qui ont une tendance à se grouper par deux ou par trois, sous forme de chaînettes mesurant respectivement 2 et 3 μ. Plus

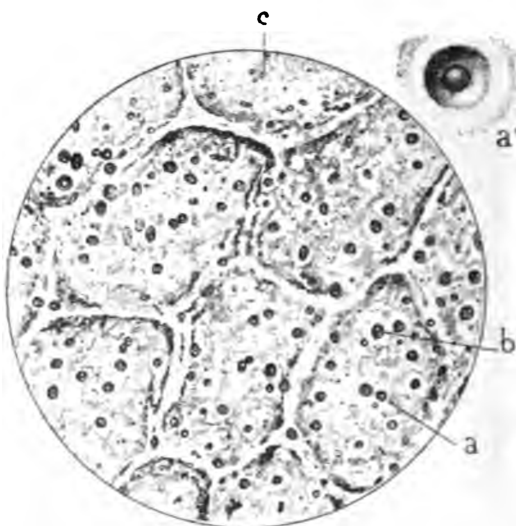


Fig. 31. — Portion de cuticule de *Bothrodendron*, traitée à froid par l'acide chlorhydrique $\frac{850}{1}$. — *a*, cavité conique au fond de laquelle se voit un Micrococque; *a'*, la même plus grossie, on distingue le Micrococque au fond de la cavité; *b*, cavité elliptique contenant deux Micrococques; *c*, Micrococques adhérant simplement à la surface.

rarement, on observe des Micrococques au nombre de cinq disposés en chaînettes longues de 5 μ environ.

Il arrive quelquefois que ces lignes de séparation des Micrococques, rangés en ligne droite, ne sont plus visibles; il en résulte pour l'ensemble l'aspect d'un bâtonnet; tantôt ce bâtonnet est noir *a* (fig. 29), tantôt il est clair et transparent *a,a* (fig. 30).

Ces bâtonnets ont sensiblement, comme largeur, le dia-

mètre des Microcoques d'où ils dérivent, et comme longueur la somme de leurs diamètres.

Dans bien des cas, on distingue autour des Microcoques, quel que soit leur mode de groupement, un espace circulaire ou elliptique (*a*, fig. 29, *a*, *b*, *d*, fig. 30), plus clair, où la membrane végétale paraît avoir subi une altération due sans



Fig. 32. — Portion de cuticule traitée à chaud par l'acide chlorhydrique étendu $\frac{850}{1}$. — *a*, traces laissées par le départ des Microcoques isolés; *b*, traces laissées par des diplocoques; *b'*, épaississement médian de la cuticule au point de contact de deux microcoques; *c*, traces laissées par des Microcoques réunis en chaînettes; *d*, quelques Microcoques qui ont résisté au traitement et occupent encore le fond de certaines cavités.

doute à leur présence. Cette altération, comme nous l'avons fait remarquer, s'étendait non seulement en longueur, mais encore en profondeur, puisque nous avons montré de nombreuses perforations.

Il est clair qu'après le traitement, à chaud, des cuticules par l'acide chlorhydrique, l'aspect de la surface doit changer d'une façon sensible ; en effet, les membranes délicates des microcoques étant enlevées ou détruites, il ne reste plus de visibles que les érosions qu'ils ont produites.

Nous donnons (fig. 31 et fig. 32) deux portions de la

même cuticule dont l'une a été lavée, pendant quelques minutes, avec de l'acide chlorhydrique froid, et l'autre avec l'acide étendu bouillant.

Sur la première, on reconnaît facilement que les Microcoques sont placés, pour la plupart, dans l'épaisseur même de la membrane végétale ; les uns sont isolés au fond d'une sorte d'entonnoir dont la grande base est circulaire et tournée vers l'extérieur *a*, *a* (fig. 31) ; les autres, groupés par deux ou par trois, occupent une concavité elliptique à bords également inclinés *b*. D'autres, enfin, adhèrent simplement à la membrane *c* et n'ont pas été détachés par le traitement.

Sur la figure 32, qui représente la portion de cuticule traitée par l'acide étendu mais bouillant, la plupart des Micrococques ont disparu, la membrane paraît comme trouée à la place qu'ils occupaient.

Là où il y avait un seul Microcoque, le fond de la cavité conique est représenté par un cercle plus lumineux *a* (fig. 32), s'il y en avait deux, le fond est elliptique *b*, quelquefois même on distingue une ligne formée par la cuticule plus épaisse en cet endroit *b'*, indiquant la région de la soudure des Microcoques. Dans le cas où ils étaient réunis en chaînette, on remarque une bande claire plus ou moins allongée *c*.

En *d*, on distingue quelques Microcoques var. *a*, mesurant 0 μ, 5, isolés ou disposés en chaînettes au fond de quelques cavités et qui ont résisté à l'action de l'acide.

Les érosions très variées que l'on observe se présentent donc tantôt sous la forme d'une ouverture à contour net et régulier, dont le diamètre est à peine supérieur à celui du Microcoque qui l'a produite, tantôt sous la forme d'entonnoirs circulaires ou elliptiques plus ou moins profonds, le travail de la Bactériacée ayant été plus ou moins prolongé. D'autres fois, ce sont des plages à bords irréguliers, accidentés surtout à la face interne des cuticules, ou bien encore, des espaces elliptiques souvent très allongés, résultant de

l'action de Microcoques rangés en lignes ; il n'est pas rare de rencontrer de ces sortes de sillons, disposés en traînées parallèles, quelquefois recourbés en crosse à une extrémité.

Des observations qui précèdent nous pouvons résumer les faits suivants :

1° Les cuticules de Tovarkovo portent à leur face interne et à leur face externe des érosions analogues à celles que produisent les Bactériacées ; elles sont plus marquées à la surface interne.

2° Après plusieurs traitements par l'ammoniaque bouillante ou par une dissolution de potasse à 1/10 froide, ces membranes, débarrassées de l'acide ulmique, conservent sur leurs deux faces des granulations sphériques, semblables à des Micrococques mesurant en diamètre 0 μ, 5 (*M. Zeilleri* var. *a*), et 1 μ (*M. Zeilleri* var. *b*). La variété *a* se rencontre souvent isolée; plus rarement, on la trouve en ligne formée de trois Micrococques. La variété *b*, au contraire, se groupe en chaînettes plus ou moins allongées, simulant des Bacilles cloisonnés.

3° Après le traitement à chaud par l'acide chlorhydrique étendu, les Bactériacées sont en grande partie détruites sur les deux faces, et il ne reste plus de visibles que les nombreuses érosions qu'elles ont produites.

4° La disparition de ces Bactériacées peut provenir du peu de consistance de leurs parois, non conservées par les procédés ordinaires de la houillification, et qui sont formées de substance originairement moins résistante que celle qui constitue les cuticules.

Les cuticules de Tovarkovo ne sont pas houillifiées et cependant elles ont résisté à une longue série de siècles, en conservant leur souplesse, la propriété de se distendre dans l'eau et la glycérine aqueuse, le toluène, etc. Nous ne supposons pas que les érosions que nous avons signalées soient dues au travail des Bactériacées vivantes, car celles-ci, ayant eu un temps immense pour accomplir ce travail, n'auraient pas laissé trace de cuticules. Nous admettons plutôt que ce

sont les Bactériacées de l'époque du Culm qui ont attaqué les Bothrodendrons tombés ou entraînés dans des marais, ont déterminé la macération à la suite de laquelle tous les tissus, sauf les cuticules, ont disparu, et que même elles auraient eu raison de ces dernières si quelque cause n'était intervenue pour mettre un terme à leur action destructive.

On peut alors se demander si ce travail n'aurait pas été interrompu par l'arrivée, dans les terres basses et marécageuses sur lesquelles les troncs et les rameaux de Bothrodendrons s'étaient accumulés et où ils subissaient l'action des Bactériacées, d'eaux brunes chargées de principes ulmiques.

Il était intéressant de connaître la composition chimique des cuticules de Tovarkovo ; voici les résultats d'une analyse faite par M. Gabriel Bertrand :

Cendres	8,77

La matière organique contient :

C	74,69
H	9,75
O	14,59
Az	0,97

D'après Frémy, la composition de la cuticule des feuilles d'Agave serait :

C	68,29
H	9,55
O,Az (et cendres ?)	22,15

Celle des cuticules des feuilles de Lierre serait :

C	68,42
H	9,48
O,Az (et cendres ?)	22,10

En admettant que ces cuticules aient fourni une quantité de cendres (non dosées dans ces deux analyses) égale à celle des cuticules fossiles, on obtiendrait les chiffres suivants :

	Agave.
C	74,84
H	10,47
O,Az	14,67
Total	99,98

	Lierre.
C	74,99
H	10,39
O,Az	14,61
Total	99,99

Ou bien encore en mettant ensemble, pour les cuticules fossiles, les cendres, l'oxygène et l'azote comme cela, sans doute, a été fait pour les cuticules vivantes :

C	68,66
H	8,96
O,Az, et cendres	22,36
Total	99,98

Ces chiffres se rapprochent beaucoup les uns des autres, et les cuticules du Culm inférieur auraient sensiblement la même composition que celles de plantes encore vivantes.

L'état de conservation des membranes végétales de Tovarkovo est absolument différent de celui des plantes houillifiées ; leurs propriétés physiques et chimiques initiales paraissent avoir éprouvé très peu de changements, tandis que les plantes transformées en houille sont profondément altérées, soit dans leur composition chimique, soit dans leurs propriétés physiques primitives. L'action bactérienne seule paraît insuffisante pour amener le dernier de ces changements (1).

Il est assurément surprenant de constater l'énergie de résistance à la destruction des cuticules que nous venons de décrire. Mais si, comme nous l'avons supposé, le travail de désorganisation des Bactériacées a été arrêté par la présence

(1) Les propriétés physiques sont dues, ainsi que nous l'avons exposé ailleurs, à une compression lente et continue des terrains sur les restes de végétaux laissés par les Microcoques, compression effectuée dans un milieu perméable.

d'eaux brunes chargées de principes ulmiques, il se pourrait que l'immunité acquise par ces membranes, et par les Bactériacées elles-mêmes, fût le résultat de la fixation d'une petite quantité de ces principes.

VIII. — Bactériacées du Calcaire carbonifère.

Micrococcus priscus, var. A, B. Renault. — Les gisements carbonatés de Falkenberg (comté de Glatz), qui appartiennent au Calcaire carbonifère, renferment de nombreux *Stigmaria ficoides*.

Les fragments de bois et d'écorce de ces plantes en décomposition contiennent des Microcoques dont le diamètre varie de 0 μ, 7 à 1 μ; les *Cocci* de petite taille sont de couleur foncée, réunis souvent en zooglées sphériques, qui ont déterminé une précipitation de pyrite, tandis que les plus volumineux sont isolés ou sous forme de diplocoques.

Comme nous ne pouvons affirmer qu'il y a plusieurs espèces en présence, nous désignerons ces Microcoques, qui paraissent avoir détruit les membranes moyennes, sous le nom de *Micrococcus priscus*, var. A.

IX. — Bactériacées du terrain dévonien.

Micrococcus devonicus, var. A et B, B. Renault. — Des recherches nouvelles ont montré que les Bactériacées ne s'arrêtaient pas au Culm, ni au Calcaire carbonifère, mais qu'elles remontaient jusque dans le Dévonien supérieur. C'est en examinant les types de la collection d'Unger, appartenant aux schistes à cypridines de Saalsfeld, que nous avons découvert les Bactériacées dévoniennes, les plus anciennes que nous connaissons.

Le genre *Aporoxylon*, décrit et figuré par Unger (1), appartient aux Gymnospermes; il a été caractérisé par son

(1) Unger, *Schiefer. u. Sandstein Flora des Thüringer Waldes* (*Beitrag zur Palaeontologie, von Richter und Unger*, p. 96, tab. XIII, fig. 3 à 11, 1856).

bois, dépourvu de zones d'accroissement concentriques distinctes, et formé de trachéides privées d'ornements.

Dès 1885, nous avons émis l'opinion (1) que l'absence de ponctuations était due au mauvais état de conservation des échantillons. MM. Stenzel et de Solms, qui se sont occupés de ce genre ancien, ont pu reconnaître, sur quelques trachéides, des ponctuations unisériées et bisériées. M. Schenk (2), de son côté, l'a décrit sous le nom d'*Araucarioxylon* (3).

Ayant eu l'occasion de revoir un certain nombre de préparations qui sont les types originaux, figurés par Unger dans le travail mentionné plus haut, nous avons été amené à reconnaître, sur les préparations du genre *Aporoxylon*, des ponctuations aréolées, disposées en une à trois rangées sur les faces latérales des trachéides.

La largeur radiale de celles-ci varie de 40 à 48 μ; les trachéides les plus étroites portent sur leurs faces latérales des ponctuations mesurant 10 μ de diamètre environ, rangées sur une seule ligne; la distance des centres de deux ponctuations voisines est à peu près de 16 μ.

Quand les ponctuations sont sur deux ou trois rangs, elles alternent, comme chez les Cordaïtes. Les rayons cellulaires ligneux sont composés de cellules rectangulaires mesurant 40 à 48 μ dans le sens du rayon, et 24 μ en hauteur.

Dans un rayon, le nombre des lignes radiales superposées varie de 1 à 23, et l'on compte suivant son épaisseur une à trois rangées verticales.

Sur une coupe transversale du bois, le nombre de séries radiales de trachéides, placées dans l'intervalle de deux rayons cellulaires ligneux, est compris entre 2 et 18.

Ces détails de structure ne peuvent différencier le bois des *Aporoxylon* de celui des *Cordaïtes*, ni de celui des *Dadoxylon*.

(1) *Cours de botanique fossile*, 4ᵉ année, p. 169.
(2) *Traité de Paléontologie*, part. II, p. 847. Traduction française, 1891.
(3) A notre avis, le nom générique de *Cordaixylon* aurait été préférable.

Sur les faces latérales de la plupart des trachéides, les traces de ponctuations ont complètement disparu ; la cause de cette disparition est due à l'intervention des Bactériacées.

Sur une section transversale du bois, on voit, à la place occupée primitivement par les parois de trachéides, un grand nombre de corps sphériques, teintés de rouge, mesurant, quand ils sont déformés, 2μ,2 à 3μ ; quelquefois ils se présentent sous la forme de diplocoques ; il n'est pas rare d'en trouver d'hypertrophiés, ou formant des amas irréguliers résultant de leur désagrégation ; par places, on observe la membrane moyenne des trachéides qui a été conservée ; l'intérieur des trachéides est souvent rempli d'une matière granuleuse foncée.

Sur des préparations moins altérées, on distingue souvent d'autres corps sphériques plus petits, mesurant 0 μ,5 à 0 μ,7, noirs ou rouges, disséminés sur l'épaisseur des parois des trachéides, mais alignés en plus grand nombre sur la tranche des membranes moyennes, dont on peut suivre ainsi les contours, grâce aux lignes plus foncées produites par les Microcoques. L'intérieur contient quelquefois des groupes formés par la première espèce.

Il est évident que si les couches d'épaississement sont détruites par les Bactériacées et que s'il ne reste plus que les membranes moyennes, les trachéides doivent apparaître sans ponctuations.

Nous avons appelé ces deux espèces de Microcoques *Micrococcus devonicus* A, et *M. devonicus* B. La première variété semble avoir eu pour fonction, de même que le *M. Guignardi* du terrain houiller supérieur, de dissoudre les couches d'épaississement, tandis que la seconde détruisait les membranes moyennes.

Ces deux nouvelles espèces sont les plus anciennes que l'on connaisse.

X. — Sur quelques phénomènes curieux dus a l'action bactérienne.

Dans le paragraphe précédent, nous avons indiqué les causes qui avaient fait disparaître les ponctuations sur les parois des trachéides de l'*Aporoxylon primigenium;* cette disparition est assez fréquente dans les bois qui ont subi pendant quelque temps une macération microbienne.

Nous rappellerons à ce sujet le genre *Hapaloxylon* (1).

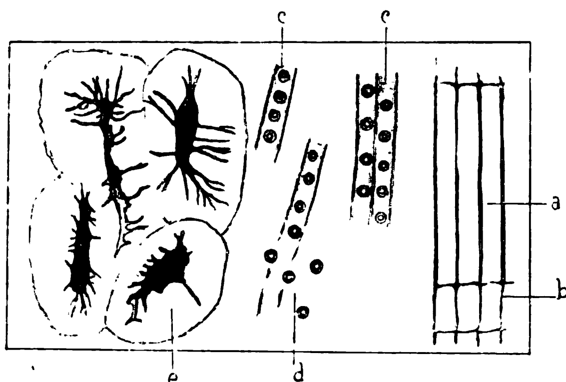


Fig. 33. — Cellules et trachéides désagrégées par des Bactériacées. — *a, b*, trachéides et rayons cellulaires dont les ponctuations ont été enlevées par les Bactériacées; *c, c*, trachéides désunies par les mêmes organismes, mais portant des ponctuations; *d*, ponctuations flottantes; *e*, cellules scléreuses de la moelle réduites à leur cavité et à leurs canalicules.

L'espèce que nous avons décrite, le *Hap. Rochei*, montre un grand nombre de trachéides qui ont perdu toute trace de ponctuations, et ont pris l'aspect de fibres ligneuses sans ornements *a*, *b* (fig. 33); les rayons cellulaires ligneux non seulement ont perdu les ponctuations qu'ils possèdent ordinairement au contact des trachéides, mais les cellules elles-mêmes ont disparu.

Autour de la moelle, on trouve quelques trachéides qui portent encore leurs ornements, mais un grand nombre

(1) *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle d'Autun*, p. 152, 1892.

d'entre elles sont disjointes *cc*, et, chose remarquable, on peut observer au milieu d'elles un certain nombre de ponctuations détachées et flottantes *d*.

Les cellules sclérifiées de la moelle *e* offrent également un aspect des plus bizarres. Les membranes moyennes et les épaississements ont généralement disparu ; il ne reste de visible que la cavité et les canalicules ramifiés qui parcouraient les épaississements ; une matière colorée remplit l'intérieur et leur permet de se détacher en noir au sein du milieu transparent et amorphe.

Ces différences d'aspect de tissus pris dans un même échantillon prouvent une fois de plus l'indépendance des actions bactériennes ; à la périphérie de la tige, les microorganismes ont commencé par attaquer l'intérieur des trachéides, ont fait disparaître les épaississements, et en même temps les ponctuations : le bois se trouve réduit au tissu extrêmement délicat formé par les membranes moyennes des trachéides. Au centre, les Bactériacées ont dissous les membranes moyennes d'abord, puis les épaississements les plus anciens, déterminant le décollement des trachéides, enfin la séparation des ponctuations, qui sont devenues libres et flottantes.

XI. — Zooglées bactériennes contenues dans des coprolithes.

Il n'est pas rare de rencontrer dans les coprolithes de Millery, Cordesse, Igornay, etc., des corps sphériques variant de 10 à 20 μ, en diamètre, le plus souvent réunis en amas irréguliers, arrondis, ou en traînées, quelquefois isolés ; ces corps sont munis d'une sorte de membrane extrêmement mince, noire, amorphe, ayant cédé à la moindre pression, et laissant échapper un nombre considérable de granulations (*b*, fig. 34), arrondies, dont le diamètre varie de 0 μ, 7 à 1 μ ; ces granulations sont brun jaunâtre, quelquefois noires, forment des agglomérations

importantes ou bien sont disséminées dans la matière des coprolithes.

La minceur extrême de l'enveloppe de ces corps sphériques éloigne l'idée qu'ils pourraient représenter des thèques ou des sporanges de Cryptogames inférieurs ayant servi de nourriture à des poissons. Nous n'avons, du reste, rencontré dans leur voisinage, aucune trace de mycélium, ou de support pouvant fournir quelques éclaircissements.

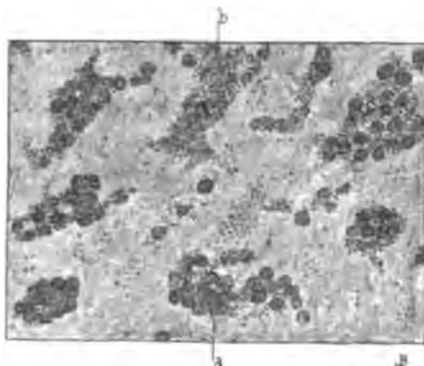


Fig. 34. — Zooglées bactériennes (?) contenues dans un coprolithe de Millery. — *a*, zooglées entières ; *b*, zooglées se résolvant en granulations coccoïdes.

Mais, à la place occupée autrefois par le cylindre médullaire de tiges d'*Astromyelon*, on observe assez souvent des zooglées de Micrococques, dont le diamètre varie de 10 à 18 μ (fig. 35). Les Micrococques qui les composent ne mesurent que 0 μ,7; il est possible que les Micrococques, après la destruction des cellules de la moelle, se soient groupés en zooglées de grosseurs variables ; elles ne présentent aucune membrane limitante, et les *Cocci* ont été retenus entre eux seulement par une sorte de mucilage. La forme, la grandeur et la composition présentent tant de ressemblance avec ce que nous avons observé pour les sphères des coprolithes, que nous sommes porté à croire que ce sont les mêmes corps.

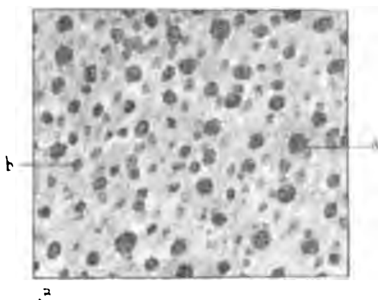


Fig. 35. — Zooglées coccoïdes contenues dans le cylindre médullaire d'un *Arthropitus*. — *a*, *b*, zooglées de grandeurs différentes.

Les poissons ou reptiles faisant leur nourriture des larves vivant dans le bois ou la moelle des *Arthropitus* pouvaient avaler en même temps que leur proie les zooglées en question. L'enveloppe si mince, existant autour des corps sphériques des coprolithes, proviendrait d'une faible condensation de la gélose réunissant les Microcoques.

XII. — Roches formées sous une influence bactérienne.

Les Bactériacées semblent avoir joué un certain rôle dans la formation de quelques roches sédimentaires. Ainsi les couches de schistes placées au-dessus du banc principal de Boghead aux Thélots et à Margenne, près Autun, contiennent une grande quantité de rognons siliceux qui, examinés en plaques minces, laissent voir une organisation toute particulière. Aux Thélots (fig. 36), la masse paraît formée d'une sorte de réseau polygonal, simulant un tissu cellulaire très net; à l'intérieur de ces sortes de cellules polyédriques, on remarque un ou deux noyau *b*, *b'*, dont la surface est finement granulée.

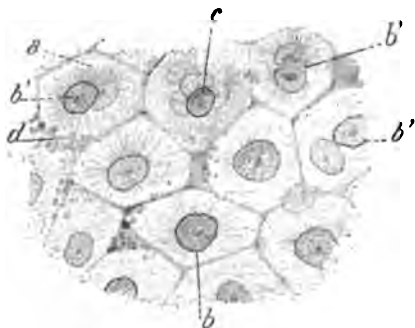


Fig. 36. — Sphérolithes des Thélots. — *a*, auréole cristalline rayonnante, presque incolore; *b*, noyau central simple; *b'*, *c*, noyaux multiples; *d*, petits noyaux disséminés dans l'intervalle des sphérolithes.

L'intervalle qui sépare le ou les noyaux du contour polygonal, est tantôt homogène, tantôt sillonné de nombreuses aiguilles cristallines rayonnantes.

Les dimensions moyennes sont, pour le noyau, 21 μ, et pour la cellule polyédrique, 58 μ de diamètre.

A Margenne, les coupes microscopiques tirées des rognons siliceux ont un aspect différent; on ne distingue plus de

réseau polygonal; les noyaux sont assez fortement colorés en brun, et entourés d'une zone moins foncée, traversée par

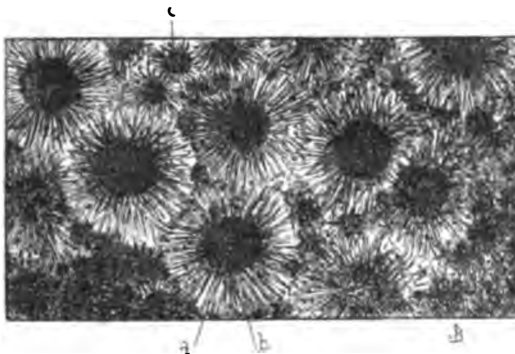


Fig. 37. — Sphérolithes de Margenne. — *a*, noyau foncé formé par une zooglée coccoïde; *b*, aiguilles cristallines siliceuses partant de la zooglée; *c*, un sphérolithe coupé tangentiellement.

de nombreuses aiguilles cristallines rayonnantes; on distingue souvent à la surface du noyau de fines granulations;

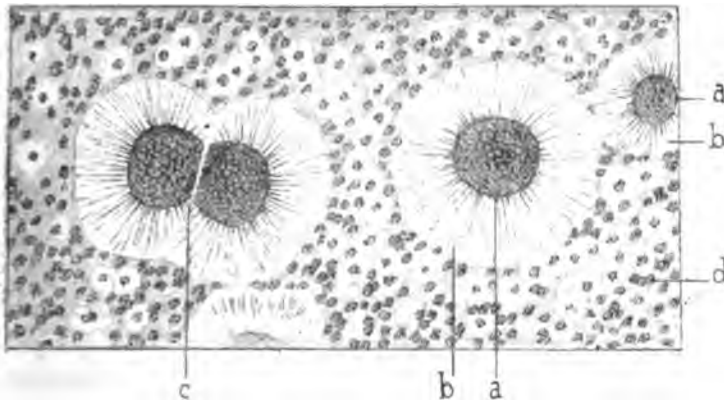


Fig. 38. — Sphérolithes de Margenne. — *a*, noyaux sphériques autour desquels s'est formée une couche de cristaux siliceux radiés; *b*, zone de cristaux radiés; *c*, double noyau central; *d*, noyaux plus petits autour desquels s'est formée une zone de cristaux radiés moins épaisse.

l'ensemble rappelle, en tous points, l'organisation des sphérolithes ordinaires.

Le diamètre moyen d'un sphérolithe est de 55 μ; celui des

aiguilles cristallines 1 μ; leur longueur est de 15 à 18 μ; le noyau mesure 21 à 24 μ.

Ces dimensions sont sensiblement les mêmes que celles du réseau polygonal des sphérolithes des Thélots et des noyaux que l'on remarque à l'intérieur des mailles. Il n'est pas rare de voir les noyaux séparés par une sorte de cloison (*c*, fig. 38); d'autres fois, quatre ou cinq noyaux paraissent comme fusionnés en partie; mais on peut toutefois se rendre compte de leur nombre primitif; ils sont entourés, comme lorsqu'ils sont séparés, d'une couche cristalline.

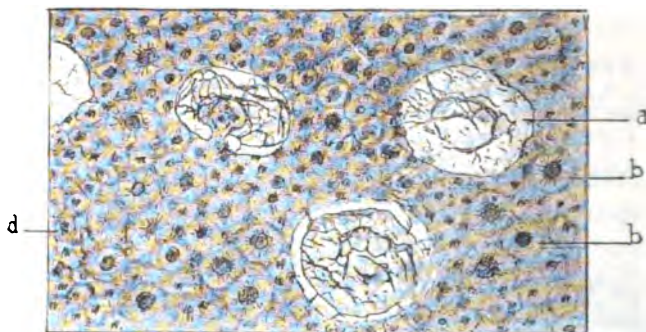


Fig. 39. — Sphérolithes accompagnés de grains de pollen divisés. — *a*, grain de pollen divisé ou prépollinie; *b*, sphérolithes de forme arrondie; *d*, sphérolithes plus petits de forme polyédrique.

Le contour des sphérolithes est en général assez bien limité (fig. 38), sans pourtant qu'il y ait apparence d'une enveloppe quelconque; mais quand les corps sont nombreux, pressés les uns contre les autres (fig. 37), les aiguilles pénètrent réciproquement dans la zone cristalline des sphérolithes voisins. Nulle part il n'y a de membrane comparable à celle qui limite les sphérolithes des Thélots.

Entre les sphérolithes assez volumineux que nous venons de décrire s'en trouvent d'autres beaucoup plus petits *d* (fig. 38 et 39); les uns paraissent formés d'un simple noyau; les autres ont déterminé autour d'eux la formation d'aiguilles cristallines de longueurs variables, et suivant l'état de com-

pression sous lequel ils se trouvent, ont une forme sphérique ou polyédrique *b*, *d*.

En outre, aux Thélots comme à Margenne, au milieu des sphérolithes, on rencontre de nombreuses prépollinies *a* (fig. 39), dont les contours sont bien limités. Le prothalle mâle remplit complètement l'intine ; ce ne sont donc pas des grains de pollen de Cordaïte ; ils n'ont provoqué autour d'eux aucune trace de cristallisation.

Il était intéressant de rechercher l'origine de ces sphéro-

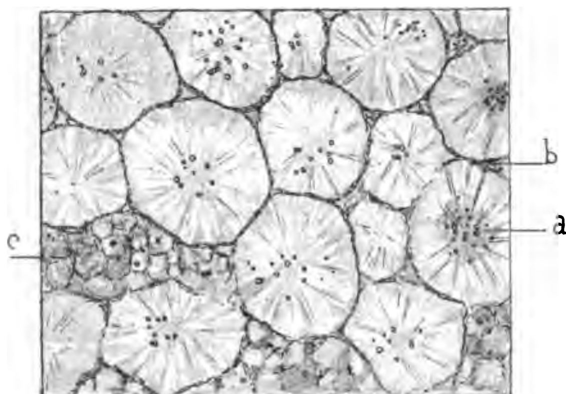


Fig. 40. — Moelle d'*Arthropitus lineata*. — *a*, cellules en partie dissociées, à l'intérieur desquelles on voit de nombreux *Micrococcus Guignardi* ; *b*, cellules se séparant par destruction de la membrane moyenne ; *c*, portion de tissu désorganisé renfermant des colonies de Microcoques.

lithes qui ont dû se produire dans les eaux saturées de silice, et successivement, puisque nous rencontrons des grains de pollen intercalés ; ces grains se sont déposés en même temps. De nombreuses préparations faites dans des végétaux variés tels que *Arthropitus*, *Myeloxylon*, *Cordaites*, *Colpoxylon*, dans un grand nombre de graines, nous ont montré que ces corps pouvaient résulter de la présence dans les tissus de colonies bactériennes, rendues libres par la putréfaction et emportées par de faibles courants.

La figure 40 nous montre une partie de la moelle d'un *Arthropitus lineata*, dont les cellules occupées par un certain

nombre de Microcoques commençaient à se désunir et à se séparer. Dans quelques-unes, les Microcoques se sont rassemblés partiellement au centre; des cristaux radiés de silice se voient à l'intérieur.

Dans cet exemple, la minéralisation a eu lieu avant le rassemblement complet des Microcoques et avant la séparation des cellules.

Sur quelques points, la désorganisation était plus avancée, *c*;

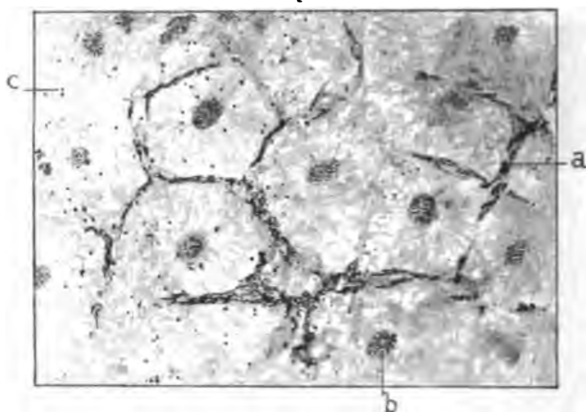


Fig. 41. — Moelle d'*Arthropitus lineata*. — *a*, cellules en partie dissociées, à l'intérieur desquelles on voit de nombreux Microcoques; *b*, zooglées; *c*, région où les parois des cellules sont détruites; les noyaux occupés par les Microcoques seuls, sont visibles.

les parois dissoutes ont laissé échapper un certain nombre de zooglées.

Dans d'autres cas, les eaux siliceuses ont pénétré les tissus quand les Microcoques étaient déjà réunis (*b*, fig. 41); les parois des cellules sont en plus mauvais état que dans l'exemple précédent; beaucoup sont détruites, mais le tissu n'est pas encore désagrégé. Cette portion de moelle d'*Arthropitus* présente une certaine analogie d'aspect et de constitution avec les sphérolithes des Thélots (fig. 36). Le diamètre des cellules est de 55 μ environ; la zooglée centrale mesure 15 à 20 μ.

Les granulations qu'on y remarque atteignent à peine 0 μ, 5; ce sont les dimensions que nous avons trouvées pour le

Micrococcus hymenophagus, var. B, qui attaque les mem-

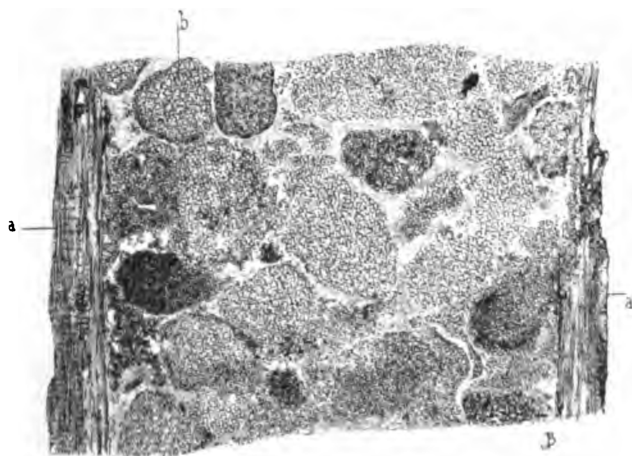


Fig. 42. — Coupe longitudinale d'un rameau d'*Arthropitus bistriata*. — *a*, bois secondaire ; *b*, boulettes de moelle abandonnées par des larves.

branes moyennes des cellules de l'*Arthropitus bistriata* et des *Stigmaria*.

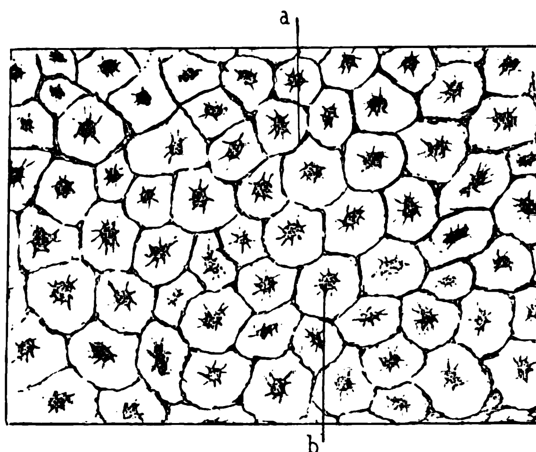


Fig. 43. — Fragment de moelle dont les cellules, contenant une zooglée centrale, sont encore réunies. — *a*, membrane moyenne des cellules ; *b*, zooglée centrale.

Les fragments de moelle dont les cellules sont occupées par des Bactériacées étaient en place, et on peut se demander

comment elles auraient pu produire les sphérolithes des Thélots ou de Margenne qui ont été formés par l'arrivée successive de cellules isolées ou réunies en petit nombre, comme l'attestent les nombreux grains de pollen déposés en même temps et intercalés.

L'examen de certains tissus peut nous mettre sur la voie.

La figure 42 représente une section longitudinale du cylindre occupé par la moelle dans un rameau d'*Arthropitus bistriata;* la moelle qu'on y rencontre n'est pas continue, mais découpée en masses irrégulières, quelquefois arrondies et

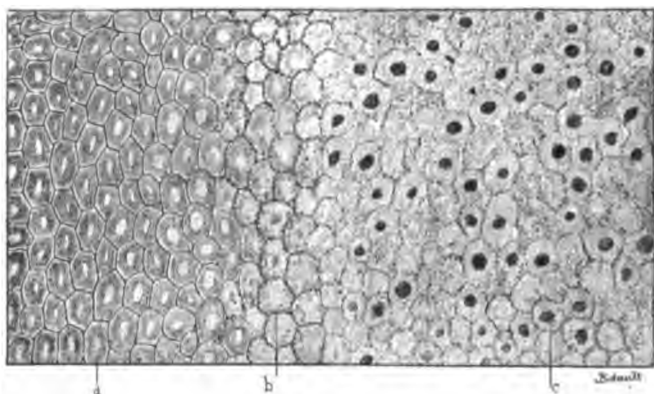


Fig. 44. — Portion d'endotesta de *Sarcotaxus*. — *a*, cellules intactes ; *b*, cellules désorganisées ; *c*, cellules dont la cavité est occupée par une substance granuleuse foncée.

rappellant des résidus de digestion de certaines larves xylophages.

Ces petites masses sont formées de cellules plus ou moins altérées ; comme il ne reste que les membranes moyennes, les parois sont plissées, écrasées, et l'intérieur est vide. Mais un certain nombre d'entre elles *b* paraissent moins désorganisées, pour ainsi dire moins digérées. On y reconnaît un tissu formé de cellules polyédriques *a* (fig. 43), à l'intérieur desquelles se trouvent des zooglées *b*.

Il est clair que de faibles courants auraient pu détacher ces petites pelotes et les laisser déposer en même temps

que les menus débris végétaux tenus en suspension dans l'eau.

D'autres tissus bien plus résistants ont donné lieu à des décompositions analogues, quelquefois bien plus complètes.

La figure 44 représente une coupe faite dans le noyau d'une graine de *Sarcotaxus*, silicifiée; elle n'intéresse qu'un même tissu, les différences que l'on y remarque sont dues au degré plus moins grand d'altération.

En *a* les cellules, fortement épaissies, ne possèdent qu'une cavité minime, mais nettement délimitée ; en *b*, les épaississements ont disparu, la cavité n'est plus distincte, et autour de chaque cellule on voit de nombreux *Micrococcus hymenophagus* occupés à détruire les membranes moyennes. En *c*, beaucoup de ces membranes ont disparu, et au centre de la cellule il s'est formé une masse granuleuse de couleur foncée.

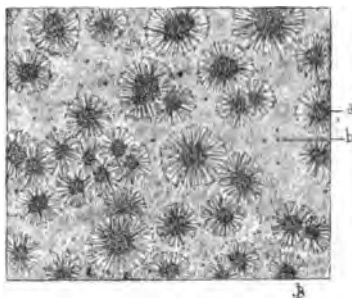


Fig. 45. — Zooglées provenant de tissus cellulaires détruits et ayant déterminé la cristallisation de la silice en aiguilles rayonnantes. — *a*, zooglée; *b*, Microcoques libres.

Il est clair qu'à ce degré de décomposition, un léger effort suffisait pour séparer ce qui reste des cellules, et l'amener à l'état représenté par la figure 45, et observé si fréquemment autour des débris végétaux en putréfaction; or, cet aspect est précisément celui offert par les sphérolithes de Margenne.

En résumé, si la moelle des *Arthropitus* et celle d'autres végétaux, ou d'une façon plus générale, si les tissus parenchymateux ou plus ou moins lignifiés, attaqués par les Bactériacées, ont été l'origine des sphérolithes des Thélots et de Margenne, on pourrait comprendre les détails de leur formation de la façon suivante :

Aux Thélots, de petits fragments de tissus envahis par les Microcoques, mais dans lesquels la membrane moyenne des

cellules existait encore en partie, ont été entraînés et se sont déposés dans des eaux peu troublées, en même temps que les grains de pollen et autres débris végétaux tenus en suspension. Les restes de membrane ont entraîné, dans beaucoup de cas, la cristallisation de la silice, sous forme d'aiguilles rayonnantes.

A Margenne, les tissus végétaux qui ont donné naissance aux sphérolithes ont été plus profondément décomposés par les Bactériacées; la dissolution des enveloppes cellulaires a été complète; il n'est resté de la cellule que les produits altérés du protoplasma et des parois formant une sorte de gelée autour du noyau occupé par les Micrococques.

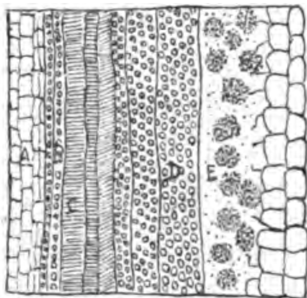


Fig. 46. — Coupe longitudinale d'un cordon foliaire d'*Heterangium punctatum*. — A, liber; B, deux trachéides ponctuées représentant le bois secondaire; C, trachées et trachéides rayées du bois primaire; D, trachéides ponctuées; E, zooglées bactériennes flottantes, dans une région où le tissu cellulaire est détruit.

Souvent même cette couche ne paraît pas exister (fig. 35, et 46, E). Les Micrococques se sont réunis en zooglées indépendantes, que le moindre courant pouvait entraîner.

En contact avec des eaux chargées de silice, les zooglées ont été le point de départ de cristaux se développant librement, ou dans une couche de gélose.

L'absence de membrane autour des sphérolithes de Margenne est la cause principale de la différence d'aspect que l'on remarque entre les rognons siliceux des deux localités.

Le nombre considérable de zooglées existant à l'intérieur et autour des végétaux en décomposition explique l'abondance des sphérolithes formés au milieu de ces débris.

Il ne serait pas impossible qu'un certain nombre de roches oolithiques aient eu, également, comme origine de leur formation, des zooglées bactériennes, analogues à celles que nous venons de citer.

XIII. — Conclusions.

Dans les pages qui précédent, nous avons indiqué la présence des Bactériacées à la partie supérieure des assises jurassiques, dans les couches permiennes, les terrains houillers supérieur, moyen et inférieur, dans le Calcaire carbonifère et dans le Dévonien. Il n'y a pas à douter qu'entre notre époque et les terrains jurassiques, les débris des plantes en décomposition minéralisés par la silice ou le phosphate de chaux, les ossements, les écailles de reptiles ou de poissons fossilisés, ne fournissent aussi une longue liste de Bactériacées, ayant provoqué la destruction de tous ces restes organisés.

Il n'est pas téméraire de supposer qu'aux époques plus reculées que le Dévonien, les plantes et les animaux, de leur vivant et après leur mort, ont été soumis aux attaques de nombreux microorganismes.

Nous pensons donc avoir démontré :

1° Que les Bactériacées ont commencé en même temps que les premiers êtres organisés, puisque jusqu'ici nous avons pu constater, en remontant à travers les couches de plus en plus anciennes, la coexistence des plantes en décomposition et des Bactériacées ;

2° En examinant la forme des Bactériacées qui ont attaqué les restes de végétaux et d'animaux, on arrive à cette conclusion que la forme coccoïde est plus fréquente que la forme bacillaire. Les Micrococques ont été rencontrés à tous les étages examinés, depuis le terrain jurassique jusque dans le Dévonien.

Nos dernières recherches sur quelques phosphates naturels nous ont montré ces organismes dans les parties colorées de ces gisements ; il ne serait pas impossible que les Micrococques aient joué un rôle important dans leur formation. Cette question, que nous nous réservons d'étudier, mérite d'être éclaircie ;

3° Les Micrococques offrent des tailles différentes : les plus

petits, dont le diamètre oscille entre 0 μ, 4 et 0 μ, 8, et qui ont pour types les *Micrococcus hymenophagus* et *M. priscus*, ont eu plus spécialement pour fonction de dissoudre les membranes moyennes. Les plus volumineux, dont le diamètre oscille entre 2 μ, 2 et 3 μ, 3, et qui ont pour type le *Micrococcus Guignardi*, ont porté plus spécialement leur action sur les épaississements des vaisseaux et des cellules;

4° Si les Microcoques de petite taille ont seuls fonctionné, les vaisseaux, cellules, etc., se sont disjoints; les ornements rayés, ponctués, n'étant plus supportés par la membrane moyenne, sont devenus libres et se voient flottants au milieu des autres débris;

5° Si les Microcoques plus volumineux ont travaillé seuls, les épaississements des cellules et des vaisseaux ont disparu, il ne reste de visible que la trame légère des membranes moyennes; les parois des cellules, dès lors extrêmement minces, plissées ou déchiquetées, sont à peine distinctes;

6° Agissant simultanément, ou successivement, il est évident que toute trace d'organisation doit disparaître, par la présence de ces deux groupes de Microcoques. Nous avons vu que le protoplasma envahi par ces microorganismes s'évanouissait peu à peu et qu'à la place on ne retrouvait qu'une zooglée formée par les derniers Microcoques ayant agi sur les cellules;

7° La houille organisée n'a donc pu se produire à la suite d'une fermentation microbienne *complète;* la houille amorphe seule aurait pris naissance, de cette manière, si l'on admettait que les produits dérivés de cette fermentation fussent susceptibles de se houillifier;

8° Les *Bacillus Tieghemi*, *B. vorax*, *B. Gramma*, *B. lepidophagus*, etc., n'ont été rencontrés qu'au milieu de tissus arrivés à un très haut degré de décomposition; nous sommes donc amené à conclure que ces divers Bacilles n'apparaissaient qu'à la fin des fermentations, commencées par des Microcoques;

9° Les Microcoques et les Bacilles qui détruisaient les os,

les écailles et les dents, à l'intérieur des coprolithes permiens ou houillers, rappellent par leur forme, leur grandeur (*Micrococcus lepidophagus*, *Bacillus lepidophagus*, *B. lepidophagus arcuatus*), les Micrococques et les Bacilles décrits par Vignal, Galippe, Miller et qui déterminent maintenant la carie des os et des dents.

Les restes d'animaux, aussi bien que les débris de plantes, ont donc été soumis, à toutes les époques, à l'action destructive des Bactériacées;

10° Certains Bacilles, comme le *Bacillus ozodeus*, le *B. Gramma*, semblent avoir été localisés à l'intérieur de fructifications de Fougères, telles que le *Pecopteris longitheca* d'une part et les *P. oreopteridia*, *P. densifolia* d'autre part, attaquant d'abord les spores, puis les parois internes des sporanges. Souvent, après la destruction de la spore, on trouve à sa place une zooglée de Bacilles;

11° Les Bactériacées, grâce à la division du travail que nous avons signalée, pouvaient s'attaquer en même temps aux divers tissus d'une plante, épaississements, membranes moyennes, liège, cuticules, etc., et par conséquent on devrait rencontrer des altérations plus ou moins profondes sur ces différents tissus; cependant, dans la plupart des cas, ce sont les tissus mous de la zone génératrice et du liber, si rarement conservés, qui disparaissent les premiers; les rayons cellulaires ligneux, les trachéides et les vaisseaux viennent ensuite et successivement; les cellules qui résistent le plus sont les cellules du liège, de l'épiderme et les cuticules. Nous avons figuré de nombreuses coupes mettant en évidence ces degrés divers d'altération.

Les cuticules de *Bothrodendron* du Culm de Russie nous ont fourni un bel exemple de l'un des états avancés de destruction des végétaux sous l'influence bactérienne; tous les tissus, sauf les cuticules, ont disparu. Les cuticules, ellesmêmes couvertes et travaillées par de nombreux Micrococques, auraient à la longue fini par disparaître, si une cause n'était venue paralyser leur action.

Nous avons attribué cette cause à l'arrivée de principes ulmiques qui, en tuant les microorganismes, ont en même temps permis aux cuticules et aux Microcoques imprégnés de ces principes, de parvenir jusqu'à nous.

Depuis notre travail sur les cuticules de Tovarkovo, nous avons rencontré, dans les schistes houillers du Mont-Pelé près Sully, des portions de pennes d'*Alethopteris Grandini*, des fragments de pétioles de *Myelopteris*, etc., présentant un état de conservation analogue à celui des cuticules de Tovarkovo, c'est-à-dire réduites à la cuticule, restée souple, et de couleur brune ; traitées par l'ammoniaque, ces cuticules ont également cédé une notable quantité d'acide ulmique et leur surface s'est montrée sillonnée et creusée de cavités rappelant celles des échantillons russes. Des Microcoques mesurant 0 μ, 5 sont en petit nombre à la surface et dans les sillons. Le mode de conservation paraît donc avoir été le même ; mais, comme nous avons recueilli les échantillons du Mont-Pelé sur place, nous avons pu constater, dans les schistes qui contenaient ces empreintes, une grande quantité d'acide ulmique. Ce nouvel exemple vient donc confirmer l'hypothèse que nous avons faite sur le rôle de l'acide ulmique dans la conservation des tissus végétaux ;

12° Si dans la formation de la houille il y a eu deux phases distinctes, l'une, purement chimique, qui a amené les restes de plantes à une certaine composition répondant, dans le cas de la houille de bois pur, à la formule brute $C^{10}H^{8}O$, la seconde, simplement mécanique, due à une compression lente dans un milieu *perméable*, la première de ces phases peut être attribuée à une fermentation bactérienne développée dans les marais, les étangs, les deltas et arrêtée par l'invasion périodique d'eaux abondantes, enlevant une portion des plantes macérées et les transportant dans des lacs et des mers d'une certaine étendue, où la macération devenait impossible.

Nos observations sur les plantes conservées par la silice n'ont pas montré de Bactériacées spécialement destinées à la

transformation chimique des parois végétales en houille; toutes les espèces que nous avons décrites, en s'attaquant à divers tissus, semblent avoir concouru au résultat final, c'est-à-dire la disparition plus ou moins rapide des éléments organiques. Cependant la houille contient de nombreuses Bactériacées, entre autres des Microcoques de couleur très foncée, mesurant 0 μ, 4 ; mais nous ne pouvons affirmer, pour le moment, que ce sont là les Bactériacées *spécifiques* de la houille, et qu'ils n'ont pas été eux-mêmes, ainsi que les tissus où ils pullulent, houillifiés par un procédé indépendant de leur présence;

13° Avant la destruction complète des cellules, les Bactériacées se réunissaient souvent en zooglées; les cellules libérées par la dissolution partielle de la membrane moyenne, ou entraînées par groupes plus au moins nombreux, pouvaient en se déposant former des couches sphérolithiques que plus tard les eaux siliceuses ont cimentées (Thélots).

D'autres fois, l'altération des cellules était plus profonde, les zooglées complètement libres se retrouvent en grande quantité autour des débris de plantes en putréfaction ; sous forme de sphères composées de petites granulations, elles ont souvent servi de centre de cristallisation et la silice s'est déposée tout autour en aiguilles rayonnantes. Entraînées par de faibles courants, ces zooglées ont formé les sphérolithes des rognons siliceux de Margenne.

Les zooglées bactériennes ont donc provoqué la formation de certaines roches sphérolithiques.

SUR LES DEUX SORTES
DE
RAMIFICATION VERTICILLÉE ISOSTIQUE
CHEZ LES ÊTRES VIVANTS

Par Ph. Van TIEGHEM.

A mesure qu'il croît et se développe, le corps des êtres vivants demeure quelquefois simple, mais le plus souvent il se ramifie à un ou plusieurs degrés. La ramification s'y opère tantôt au sommet, elle est *terminale*, tantôt sur les flancs, elle est *latérale*. On ne considère ici que le second cas, qui est le plus fréquent.

Il peut ne se former qu'un seul rameau à chaque niveau de ramification; les rameaux sont alors *isolés*. Il peut aussi se former à chaque niveau de ramification plusieurs rameaux équidistants sur le pourtour, dont l'ensemble est ce qu'on nomme un *verticille*; les rameaux sont alors *verticillés*.

1. *Ramification latérale isolée*. — Dans la ramification latérale isolée, si l'on considère l'ensemble des rameaux successivement produits par le tronc ou par un rameau précédent, on voit qu'il y a deux dispositions à distinguer :

Tantôt tous les rameaux sont exactement superposés, ne forment tous ensemble qu'une seule série longitudinale; la ramification isolée est dite alors *superposée*, ou *monostique*. C'est le cas le plus rare.

Tantôt deux rameaux consécutifs quelconques offrent entre eux un certain écart transversal, un certain angle mesuré par une fraction $\frac{p}{n}$ de la circonférence du corps, que l'on

nomme leur *divergence*. Ils *alternent*, comme on dit, et si l'on suit par le plus court chemin toute la série des rameaux en tournant en hélice autour du corps, c'est seulement après en avoir compté autant qu'il y a d'unités dans le dénominateur de la divergence et fait pendant ce temps autant de fois le tour du corps qu'il y a d'unités dans son numérateur que l'on arrive à un rameau exactement superposé à celui d'où l'on est parti. Après quoi, les choses recommencent dans le même ordre. D'une superposition à la suivante, l'ensemble des n rameaux alternes forme ce qu'on nomme un *cycle* de rameaux, et les cycles successifs superposent leurs éléments. Tous les rameaux produits par le tronc ou par un rameau précédent forment donc autant de séries longitudinales qu'il y a d'unités dans le cycle ou dans le dénominateur de la divergence. La ramification isolée est dite alors *alterne*, ou *cyclique*, ou *polystique*. C'est le cas de beaucoup le plus fréquent.

2. *Ramification latérale verticillée.* — Lorsque la ramification latérale est verticillée, dans chaque verticille les rameaux sont quelquefois tous de même âge, de même grandeur et de même forme, tous pareils : le verticille est alors *homogène*. Le plus souvent, ils sont d'âge, de grandeur ou de forme différente, tous dissemblables : le verticille est alors *hétérogène*. Dans tous les cas, si l'on considère l'ensemble des verticilles produits successivement par le tronc ou par un rameau précédent, on voit qu'il y a deux dispositions à distinguer.

Tantôt tous les verticilles superposent exactement leurs rameaux homologues; tous les rameaux forment, en conséquence, autant de séries longitudinales qu'il y a d'unités dans le verticille. La ramification verticillée est dite alors *superposée*, ou *isostique*.

Tantôt deux verticilles consécutifs quelconques offrent entre leurs rameaux homologues un certain écart transversal, un certain angle mesuré par une fraction $\frac{p}{n}$ de la circonfé-

rence du corps, que l'on nomme aussi leur *divergence*. Ils *alternent*, comme on dit, et si l'on suit par le plus court chemin toute la série des verticilles en tournant en hélice autour du corps, c'est seulement après en avoir compté autant qu'il y a d'unités au dénominateur de la divergence et fait pendant ce temps autant de fois le tour du corps qu'il y a d'unités dans son numérateur que l'on arrive à un verticille dont tous les éléments homologues sont exactement superposés à ceux du verticille d'où l'on est parti. Après quoi, les choses recommencent dans le même ordre. D'une superposition à la suivante, l'ensemble des n verticilles alternes forme ce qu'on nomme aussi un *cycle* de verticilles et les cycles successifs de verticilles superposent leurs éléments. Tous les rameaux successivement produits par le tronc ou par un rameau précédent forment alors un nombre de séries longitudinales supérieur, sauf dans un cas particulier qu'on étudiera plus loin, au nombre des verticilles du cycle ou au dénominateur de la divergence. La ramification verticillée est dite alors *alterne*, ou *cyclique*, ou *pléostique*.

En ce qui concerne le nombre des séries longitudinales formées par les rameaux, il y a, dans ce cas, deux manières d'être à distinguer.

Si le nombre m des rameaux équidistants du verticille, séparés l'un de l'autre par un angle ayant pour mesure la fraction $\frac{1}{m}$ de la circonférence du corps, et le nombre n des verticilles du cycle, en d'autres termes, si les dénominateurs de ce qu'on peut nommer la divergence à l'intérieur du verticille et de la divergence de deux verticilles consécutifs sont premiers entre eux, il n'y a de superposition que de cycle en cycle et entre rameaux homologues. Tous les rameaux sont donc disposés sur $m \times n$ séries longitudinales. S'il y a, par exemple, deux rameaux au verticille et si la divergence des verticilles successifs est de $\frac{1}{3}$ ou de $\frac{2}{5}$, les rameaux ne se superposent que de 3 en 3 ou de 5 en 5 et forment tous ensemble 6 ou 10 séries longitudinales.

Mais si n est un multiple de m, si $n=km$, entre deux superpositions de rameaux homologues de n en n, ce qu'on peut appeler deux *vraies* superpositions, il y a dans l'intervalle, à l'intérieur même du cycle, $m-1$ superpositions de rameaux non homologues de k en k, ce qu'on peut appeler $m-1$ *fausses* superpositions, et le nombre des séries longitudinales se trouve, en conséquence, réduit à n, quel que soit m, tout comme si la ramification était isolée avec divergence $\frac{p}{n}$. S'il y a deux rameaux au verticille, par exemple, et une divergence $\frac{1}{6}$ d'un verticille au suivant, entre deux vraies superpositions de 6 en 6 il y en a une fausse de 3 en 3 et tous les rameaux sont sur 6 rangées. S'il y a 3 rameaux au verticille avec une divergence $\frac{5}{12}$ d'un verticille au suivant, entre deux vraies superpositions de 12 en 12 il y en a 2 fausses de 4 en 4 et tous les rameaux sont sur 12 rangées.

Le cas où $k=2$ et celui où $k=1$ sont particulièrement intéressants :

Dans le premier, lorsque $n=2m$, c'est-à-dire lorsque la divergence de deux verticilles consécutifs est la moitié de la divergence des rameaux consécutifs dans le verticille, les verticilles se superposent vraiment de n en n, faussement de 2 en 2, et tous les rameaux sont sur $2m$ rangées. La disposition verticillée est dite alors *diplostique*. Avec 2 rameaux au verticille, par exemple, et divergence $\frac{1}{4}$ entre les verticilles successifs, il y a une fausse superposition entre deux vraies, une alternance régulière de vraies et de fausses superpositions, et tous les rameaux sont sur 4 rangées; cette disposition, où les rameaux sont par paires et où les paires consécutives se croisent, est très fréquente : on la dit ordinairement *opposée décussée*. Avec 3 rameaux au verticille et divergence $\frac{1}{6}$ entre les verticilles successifs, entre deux vraies superpositions il y en a deux fausses et tous les rameaux sont sur 6 rangées.

C'est à tort qu'on réserve habituellement à cet ensemble de cas particuliers, très fréquemment réalisés, où $n = 2m$, la dénomination de disposition *verticillée alterne*, qui s'applique, comme il a été dit plus haut, à toutes les dispositions où les verticilles successifs sont séparés par une divergence quelconque.

Dans le second cas, lorsque $n = m$, c'est-à-dire lorsque la divergence de deux verticilles consécutifs est égale à la divergence de deux rameaux consécutifs dans le verticille, tous les verticilles sont superposés, vraiment de n en n, faussement dans l'intervalle, et tous les rameaux ne forment que m rangées. Il est essentiel de ne pas confondre ce cas singulier, où la ramification verticillée pléostique devient isostique par réduction, avec la véritable ramification verticillée isostique définie plus haut, dans laquelle toutes les superpositions sont vraies. Pour l'en distinguer, nous dirons que la ramification verticillée y est *faussement* isostique.

C'est précisément sur les exemples de ces deux sortes de ramification verticillée isostique, la vraie et la fausse, que je voudrais, dans cette Note, appeler l'attention des morphologistes.

3. *Exemples de ramification verticillée isostique vraie.* — Les exemples de ramification verticillée isostique vraie abondent chez les Animaux. C'est cette disposition qu'on observe, notamment, dans les rameaux primaires du corps des Vertébrés, qu'on appelle ici des *membres*, insérés sur les flancs du tronc dorsiventral en deux paires superposées. C'est elle encore qu'on retrouve dans les rameaux primaires du corps des Annélides, qu'on appelle ici des *appendices*, insérés sur les anneaux du tronc en autant de verticilles tétramères, qui tous superposent leurs éléments homologues.

Ce mode de ramification est, au contraire, très rare chez les Plantes. Jusque dans ces derniers temps, on n'en connaissait d'exemples que parmi les Thallophytes, chez quelques Algues. Dès 1855, Nägeli a montré (1) que dans le thalle des

(1) Nägeli, *Pflanzenphys. Untersuchungen*, I, p. 54, pl. V et pl. VI, 1855.

Pterothamnion, genre de la famille des Rhodyméniacées dans l'ordre des Floridées, les rameaux sont disposés sur le tronc ou sur le rameau précédent par paires superposées, ne formant tous ensemble que deux rangées. Comme, dans chaque paire, les rameaux sont d'âge différent et par suite de longueur inégale, et comme, dans les paires successives, tous les rameaux homologues sont superposés, il s'agit bien ici d'une disposition verticillée isostique vraie, dans sa plus simple expression. Plus tard, en 1864, M. Cramer a fait voir que cette même disposition se rencontre dans les rameaux courts chez plusieurs autres genres de cette même famille (*Euptilota*, *Ptilota*, *Pterota*) (1). M. Geyler l'a retrouvée en 1866 dans les *Chætopteris* et les *Sphacelaria*, deux genres de la famille des Phéozoosporées dans l'ordre des Phéophycées, avec cette différence qu'ici les rameaux de chaque paire sont de même âge et de même longueur (2).

On sait aujourd'hui que les plantes de l'embranchement des Phanérogames peuvent offrir la même disposition dans ces rameaux issus tout d'abord de la tige et des branches de divers ordres, et profondément différenciés en vue de fonctions spéciales, que l'on y nomme des *feuilles*.

Dans un précédent travail (3), j'ai fait connaître, en effet, parmi les plantes parasites vertes qui composent, dans la sous-classe des Dicotylédones inovulées, la famille des Viscacées, trois groupes d'espèces, constituant autant de genres distincts, dans lesquelles les feuilles, réduites ici à de petites écailles, sont disposées sur la tige et sur les branches de divers ordres en paires superposées, ne formant toutes ensemble, par conséquent, que deux séries longitudinales. C'est le cas le plus simple de la ramification verticillée

(1) Cramer, *Untersuchungen über die Ceramiaceen* (Nouveaux Mémoires de la Soc. helvétique des sc. naturelles, XX, 1864).

(2) Geyler, *Zur Kentniss der Sphacelarieen* (Jahrbücher für Wiss. Botanik, IV, p. 511 et p. 513, 1866).

(3) Ph. van Tieghem, *Sur le groupement des espèces en genres dans les Ginalloées, Bifariées, Phoradendrées et Viscées* (Bull. de la Soc. bot., Séance du 24 avril 1896).

isostique. Les deux feuilles de chaque paire étant exactement de même âge et de tout point semblables, ainsi que les branches végétatives ou florales qu'elles produisent à leur aisselle, tout porte à croire que la superposition a lieu entre rameaux homologues et que l'on a bien affaire ici à une disposition verticillée à divergence nulle, c'est-à-dire à une disposition verticillée véritablement isostique.

Il en est ainsi dans toute l'étendue du corps de la plante chez les *Bifaria*, genre type de la tribu des Bifariées dans la sous-famille des Ginalloïdées, dont les 60 espèces actuellement connues sont répandues dans les régions chaudes, depuis les îles Sandwich et les îles de la Société à l'Est, jusqu'à la côte orientale d'Afrique à l'Ouest. Il en est de même aussi dans toute l'étendue du corps chez les *Distichella*, genre appartenant à la tribu des Phoradendrées dans la même sous-famille des Ginalloïdées, dont les trois espèces signalées jusqu'ici vivent toutes à la Jamaïque.

Les *Heterixia*, autre genre de la tribu des Bifariées, dont les trois espèces connues jusqu'à présent sont éparses, l'une à Bornéo, la seconde à la Nouvelle-Zélande, la troisième à la Nouvelle-Calédonie, offrent encore la même disposition, mais seulement dans l'appareil végétatif. L'inflorescence, qui est ici un épi, terminal ou axillaire, a ses bractées en paires croisées, disposition dite opposée décussée, qui est, comme on l'a vu plus haut, le cas le plus simple de la ramification verticillée diplostique.

Dans ces trois genres, quand on passe de la tige aux branches primaires, ou d'une branche d'ordre quelconque à la branche d'ordre immédiatement supérieur, on observe deux manières d'être différentes :

Chez les *Bifaria*, et dans l'appareil végétatif des *Heterixia*, la divergence de passage est de $\frac{1}{4}$, c'est-à-dire que sur la branche la première paire de feuilles est située latéralement par rapport à la feuille mère. Il en résulte que la ramification de ces plantes s'opère et se poursuit dans des plans alternativement rectangulaires.

Chez les *Distichella*, la divergence de passage est nulle, comme est nulle la divergence de deux paires consécutives sur la tige ou sur la branche, c'est-à-dire que sur la branche la première paire de feuilles est antéro-postérieure par rapport à la feuille mère. En conséquence, la ramification de ces végétaux s'opère et se poursuit indéfiniment dans un seul et même plan, qui est le plan médian des feuilles de la tige.

A ces trois genres, récemment découverts, de la famille des Viscacées, il convient maintenant d'ajouter les *Porlieria*, genre américain bien connu de la famille des Zygophyllacées.

La tige du *Porlieria hygrometrica*, par exemple, et ses branches de divers ordres ont leurs feuilles disposées en paires superposées, ne formant toutes ensemble que deux séries longitudinales. Dans chaque paire, les deux feuilles sont de même âge et de même grandeur, ou du moins on n'observe entre elles aucune inégalité régulière et constante; il en est de même de leurs rameaux axillaires, quand elles en portent. Toutes les superpositions y ont donc bien lieu entre éléments homologues et la disposition verticillée y est véritablement isostique.

Quand on passe de la tige à une branche primaire ou d'une branche d'ordre quelconque à la branche d'ordre immédiatement supérieur, la divergence de passage est de $\frac{1}{4}$, c'est-à-dire que sur la branche les feuilles de la première paire sont placées latéralement par rapport à la feuille mère. La ramification de la plante se poursuit donc, comme dans les *Bifaria* et les *Heterixia*, dans des plans alternativement rectangulaires.

Parmi les branches ainsi produites, il y en a de deux sortes; les unes longues, qui se comportent comme la tige et se ramifient plus tard à leur tour; les autres courtes, qui ne portent que deux feuilles latérales et se terminent aussitôt par une fleur. Les fleurs sont donc terminales de branches courtes, ce qui permet à la tige et aux branches longues de poursuivre d'abord leur croissance monopodique. Plus tard, le sommet

des branches longues avorte çà et là au-dessus des deux branches axillaires de leurs feuilles supérieures et il en résulte autant de dichotomies.

Sous tous ces rapports, les deux autres *Porlieria* connus (*P. angustifolia* et *P. microphylla*) se comportent comme le *P. hygrometrica*.

Ce quatrième exemple offre un intérêt particulier. Si l'on ne connaissait que les trois premiers, où toutes les espèces actuellement décrites ont leurs feuilles réduites à de petites écailles, on pourrait, en effet, être incliné à croire que la disposition spéciale des feuilles y est en rapport avec l'avortement de ces parties. Les *Porlieria*, qui n'ont que des feuilles bien développées, composées paripinnées, viennent témoigner qu'il n'en est pas ainsi.

Ces quatre exemples de ramification verticillée isostique vraie sont les seuls connus jusqu'à présent parmi les plantes feuillées. On pourrait peut-être penser à y rattacher d'une part le *Potamogeton densus*, d'autre part le *Jungermannia conjugata* et les espèces javanaises voisines : ce serait à tort.

Le *P. densus* ne diffère, en effet, des autres *Potamogeton*, qui ont les feuilles isolées avec divergence $\frac{1}{2}$, c'est-à-dire isolées distiques, que par l'alternance régulière, dans la tige et les branches de divers ordres, d'entre-nœuds très courts, et d'entre-nœuds longs. Les deux feuilles consécutives séparées par un entre-nœud très court, la première engainant la seconde, simulent une paire, et toutes les paires superposent leurs feuilles homologues. Il en est de même, et pour la même raison, dans le *Jungermannia conjugata*. En réalité, dans ces deux cas, la disposition des feuilles est tout simplement isolée distique.

4. *Exemples de ramification verticillée isostique fausse.* — La ramification verticillée isostique fausse, c'est-à-dire avec alternance de vraies et de fausses superpositions, est définie, comme on sait, par la divergence de deux verticilles consécutifs qui, au lieu d'être nulle comme dans la ramification

isostique vraie, est égale à la divergence de deux rameaux consécutifs dans le verticille.

Elle est extrêmement rare. Il ne paraît pas qu'on l'ait observée jusqu'à présent chez les Animaux. Parmi les Plantes, on ne l'a rencontrée véritablement jusqu'ici que chez les Thallophytes, dans quelques Algues de l'ordre des Floridées. Les rameaux longs du thalle des *Euptilota*, *Ptilota*, *Pterota* et *Bonnemaisonia* sont disposés en paires superposées, ne formant tous ensemble que deux séries longitudinales (1). Dans chaque paire, les rameaux sont d'âge différent, comme de longueur inégale, et les paires successives ne superposent que de deux en deux leurs rameaux homologues. Il y a donc une alternance régulière de vraies et de fausses superpositions. En conséquence, chacune des deux séries longitudinales comprend une alternance régulière de rameaux en avance, ou grands rameaux, et de rameaux en retard, ou petits rameaux. Il s'agit donc bien ici de la ramification verticillée isostique fausse, dans sa plus simple expression, et non de la ramification verticillée isostique vraie, telle qu'on l'a signalée plus haut dans les rameaux courts du thalle de ces mêmes plantes.

C'est là, à ma connaissance, le seul exemple que l'on puisse citer jusqu'à présent de cette seconde sorte de disposition verticillée isostique. On n'en a pas encore rencontré de certain parmi les plantes feuillées, notamment chez les Phanérogames.

Il est vrai que, dès l'année 1812, Haworth, décrivant les nombreux *Mesembrianthemum* du Cap, a remarqué parmi eux un groupe de huit espèces où les feuilles sont insérées en paires superposées, groupe dont il a fait sa section des *Disticha* (*M. linguiforme*, etc.), que l'on a nommée aussi *Linguiformia* (2).

Il est vrai aussi qu'en 1831, dans son premier mémoire sur la disposition des feuilles, A. Braun, après avoir constaté

(1) Cramer, *loc. cit.*, 1864.
(2) Haworth, *Synopsis plantarum succulentarum*, p. 219, 1812.

l'existence et la rareté de cette disposition opposée distique à divergence $\frac{1}{2}$, en cite comme exemples, outre les *Mesembrianthemum* à feuilles distiques de Haworth : le *Jungermannia conjugata* et les espèces voisines de Java, le *Potamogeton densus*, les Zygophyllacées appartenant aux genres *Porlieria*, *Zygophyllum*, *Fagonia*, *Tribulus* et *Kallstrœmia* (*Ehrenbergia*), certains *Euphorbia* (*E. Chamæsyce*, *humifusa*, *thymifolia*, etc.), et enfin le *Loranthus europæus* (1).

En ce qui concerne en particulier les *Euphorbia* de la section *Anisophyllum*, à laquelle appartiennent les trois espèces citées par A. Braun, Boissier, le monographe du genre dans le *Prodromus*, n'a pas manqué de remarquer en 1867 que les feuilles, toujours opposées, y sont souvent distiques (2). Tout récemment, enfin, M. Warming, revenant sur ce sujet dans un travail spécial, a montré que dans les *Euphorbia buxifolia*, *bahiensis*, *serpens*, ainsi que dans environ cinquante autres espèces de la section *Anisophyllum* qu'il a étudiées comparativement à l'état sec, les feuilles inégales sont disposées sur la tige en paires superposées avec divergence $\frac{1}{2}$, c'est-à-dire avec une superposition de 2 en 2 des feuilles homologues (3).

Mais précisément, je me propose de montrer, dans ce qui va suivre, qu'en réalité ces divers exemples ne se rapportent pas, comme on l'a cru, à la disposition de feuilles ici considérée. Il convient pour cela de les reprendre un à un.

Tout d'abord, le *Potamogeton densus* et le *Jungermannia conjugata* ne sont pas ici à leur place, puisque les prétendues paires de feuilles y superposent leurs éléments homologues ; leur divergence y est donc nulle et non pas égale à $\frac{1}{2}$. Aussi est-ce plus haut, à propos de la disposition verticillée isosti-

(1) A. Braun, *Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen* (Nova Acta, XV, 1, p. 377, 1831).

(2) Boissier, *Prodromus*, XV, 2, p. 8, 1867.

(3) Warming, *Disposition des feuilles de l'*EUPHORBIA BUXIFOLIA (Oversigt over det kon. Dan. Videnskabernes Selskabs Forhandlingar, 1896, n° 4, p. 326).

que vraie, que nous avons eu à considérer ces deux exemples et à les ramener à leur véritable signification.

C'est également bien à tort que le *Loranthus europæus* a été cité ici. Dans cette plante, en effet, les écailles du bourgeon, les feuilles vertes du rameau et les bractées de l'épi qui le termine sont disposées en paires croisées; la disposition y est donc verticillée diplostique, conformément à la règle ordinaire.

Il ne nous reste donc à étudier que trois catégories d'exemples : 1° les genres cités de Zygophyllacées; 2° les espèces citées du grand genre *Euphorbia;* 3° les espèces citées du grand genre *Mesembrianthemum.*

Examinons en premier lieu les Zygophyllacées et, pour donner à la question toute l'ampleur qu'elle comporte, considérons l'ensemble des genres à feuilles opposées, dont M. Engler a fait sa sous-famille des Zygophylloïdées. Au point de vue qui nous occupe, il y en a de trois sortes :

Tout d'abord les *Sarcozygium* de Bunge (*S. xanthoxylum* et *S. tripteris*) ont les feuilles disposées en paires croisées, ou opposées décussées, suivant la règle ordinaire. A leur aisselle se développent soit des branches courtes ne portant que deux feuilles latérales et se terminant aussitôt par une fleur, soit des branches longues portant d'abord une paire de feuilles latérales. La divergence de passage est donc de $\frac{1}{4}$. A l'aide de ses branches longues, la tige se ramifie latéralement tout en poursuivant sa croissance terminale; elle est monopodique. Par là, ce genre se distingue aussitôt de tous les autres. Aussi peut-on s'étonner que M. Engler l'ait incorporé au genre *Zygophyllum* à titre de simple section (1).

Viennent ensuite les *Porlieria*, dont il a été question plus haut comme exemple de disposition verticillée isostique vraie. Les fleurs y terminent des branches courtes à deux feuilles latérales et la ramification de la tige y est monopodique, comme dans les *Sarcozygium.*

(1) Engler, *Nat. Pflanzenfam.*, III, 4, p. 81, 1890.

Il en est autrement dans tous les autres genres : *Fagonia*, *Seetzenia*, *Zygophyllum*, *Miltianthus*, *Guaiacum*, *Pintoa*, *Bulnesia*, *Larrea*, *Tribulus*, *Kallstrœmia*, *Sisyndite*, *Augea*, dont j'ai pu étudier, dans l'Herbier du Muséum, la plupart des espèces. Elles se comportent toutes essentiellement de la même manière :

A la germination, la tigelle avorte, après avoir formé sa seconde paire de feuilles, qui est en croix avec la première, c'est-à-dire avec les cotylédons. La disposition des feuilles commence donc par être opposée décussée. Les cotylédons sont stériles, mais à l'aisselle de chaque feuille de la seconde paire se forme une branche qui porte une seule paire de feuilles, laquelle est antéro-postérieure, et avorte au-dessus. Ces deux feuilles sont d'âge différent et d'inégale dimension; la première née et la plus grande est en arrière, l'autre, en avant; la divergence de passage est donc de $\frac{1}{2}$. A l'aisselle de ces deux feuilles se forment deux branches de second ordre, inégales comme elles, et dont la petite peut avorter. Elles ne portent qu'une seule paire de feuilles inégales, antéro-postérieures, la plus grande se plaçant en arrière, et avortent au-dessus. A l'aisselle de ces deux feuilles se forment deux branches de troisième ordre, inégales comme elles, ne portant que deux feuilles inégales antéro-postérieures et avortant au-dessus. Les choses continuent de la sorte indéfiniment, avec cette différence qu'après un certain nombre de générations de branches à deux feuilles, le sommet de celles-ci, au lieu d'avorter, se développe en une fleur. Çà et là aussi, la petite feuille de chaque paire avorte et les grandes paraissent isolées distiques (*Tribulus*, etc.).

Il se constitue de cette manière un sympode, coudé si les petites branches se sont chaque fois développées, presque droit si elles ont avorté et si les branches successives se sont terminées par des fleurs, tout à fait droit et simulant une tige monopodique s'il y a eu à la fois avortement des

branches faibles et des sommets des branches fortes. Il résulte de ce qui précède que, sur ce sympode, les feuilles sont disposées par paires superposées, avec une alternance régulière de vraies et de fausses superpositions, de manière à simuler une disposition opposée distique fausse. En réalité, il s'agit ici d'une disposition opposée tétrastique ordinaire avec divergence de passage $\frac{1}{2}$ à chaque degré de génération, c'est-à-dire à chaque paire.

Ce que ces plantes ont de singulier et de caractéristique réside donc, non pas dans la disposition des feuilles, qui est opposée décussée, suivant la règle, mais dans le mode de ramification de la tige, qui est sympodique avec deux feuilles seulement à chaque article, et dans la divergence de passage, qui est chaque fois de $\frac{1}{2}$, au lieu de $\frac{1}{4}$, comme d'ordinaire.

Considérons maintenant, dans le grand genre *Euphorbia*, l'ensemble des espèces où toutes les feuilles sont opposées. Boissier les a rangées dans les deux sections *Anisophyllum*, qui en renferme 176, et *Zygophyllidium*, qui n'en contient que 4. Au point de vue où nous nous plaçons ici, il y en a de trois sortes.

Dans l'*Euphorbia hexagona*, par exemple, qui appartient à la section *Zygophyllidium*, la tige poursuit d'abord sa croissance verticale et porte ses feuilles en paires croisées, dont la première est formée par les cotylédons. Les branches axillaires de ces feuilles ont leur première paire située latéralement; la divergence de passage est donc de $\frac{1}{4}$, comme d'ordinaire. C'est seulement plus tard que la tige et les branches se terminent par un capitule floral, tandis que les deux branches inégales, axillaires des deux dernières feuilles, continuent la ramification par une suite de dichotomies sympodiques.

Dans les *E. clusiifolia* et *multiformis* des îles Sandwich, dans l'*E. Deflersii*, espèce nouvelle récoltée à Aden d'abord par M. Deflers en 1885, puis par M. Schweinfurth en 1888,

et que ces botanistes ont identifiée à tort avec l'*E. arabica*, dans les *E. elegans* et *fimbriata* de l'Inde, etc., toutes espèces appartenant à la section *Anisophyllum*, les choses se passent autrement.

Dans l'*E. clusiifolia*, par exemple, à chaque nœud, la tige porte deux feuilles inégales, au-dessus desquelles elle se termine par un capitule. La grande feuille produit à son aisselle une branche qui porte une seule paire de feuilles inégales, situées latéralement, et se termine au-dessus d'elle par un capitule ; la divergence de passage est donc de $\frac{1}{4}$. La petite feuille produit à son aisselle une branche sans feuilles qui forme une cyme de capitules. La branche feuillée se place dans le prolongement de la branche feuillée précédente et comme il en est de même progressivement à toutes les suivantes, il se constitue de la sorte un sympode droit, sur lequel les paires de feuilles se croisent et qui simule une tige simple à feuilles opposées décussées.

Sur ce sympode, les grandes feuilles, qui paraissent ne rien avoir à leur aisselle, sont disposées en deux rangées voisines sur le même côté de la tige, superposées de deux en deux paires ; les petites feuilles, qui paraissent avoir deux choses à leur aisselle, la cyme de capitules qui leur appartient et le capitule terminal, sont disposées aussi en deux rangées voisines sur la face opposée, superposées de deux en deux paires : d'où résulte pour le sympode une dorsiventralité très accusée. C'est la preuve qu'il y a antidromie à chaque passage.

Les espèces en question ont donc les feuilles opposées décussées, suivant la règle. Ce qui les caractérise, c'est leur ramification sympodique à chaque nœud, avec divergence de passage $\frac{1}{4}$ et avec antidromie.

Enfin, la très grande majorité des espèces de la section *Anisophyllum*, — j'ai pu en étudier plus d'une centaine dans l'Herbier du Muséum, — offrent, comme les précédentes, une ramification sympodique à chaque nœud, mais avec cette

différence que la divergence de passage y est chaque fois de $\frac{1}{2}$.

A la germination, la tigelle produit une seconde paire de feuilles en croix avec les cotylédons, puis avorte au-dessus d'elle, comme dans les Zygophyllacées citées plus haut. La disposition des feuilles commence donc par être opposée décussée. Mais ici cette seconde paire est stérile et c'est au-dessous d'elle, à l'aisselle des cotylédons, que naissent et se développent horizontalement les branches de la première dichotomie. Plus tard, il se fait d'ordinaire, au-dessous et à côté des deux premières branches, des bourgeons surnuméraires, produisant au nœud cotylédonaire toute une couronne de branches horizontales : d'où le port couché de ces plantes, bien connu notamment dans les *E. Chamæsyce*, *Peplis*, etc. Chacune de ces branches de premier ordre ne porte qu'une seule paire de feuilles inégales, antéro-postérieures, la grande feuille en arrière, la petite en avant, et avorte au-dessus. A l'aisselle de ces deux feuilles se forment deux branches de second ordre, inégales comme elles, qui ne portent qu'une seule paire de feuilles inégales, antéro-postérieures, et avortent au-dessus. Les choses continuent de la sorte indéfiniment, avec cette différence qu'à partir d'un certain degré de génération les branches, au lieu d'avorter, prolongent leur extrémité en un capitule.

Il se constitue de cette manière un sympode, coudé si les petites branches se développent, presque droit si elles avortent et si l'extrémité de chaque grande branche se termine par un capitule, tout à fait droit s'il y a en même temps avortement des petites branches et des extrémités des grandes. Il résulte de ce qui précède que, sur ce sympode, les feuilles sont disposées en paires superposées, avec alternance de vraies et de fausses superpositions, de manière à simuler une disposition verticillée isostique fausse. Les feuilles ayant leurs deux moitiés inégales et tournant toutes du même côté

de la tige leurs moitiés homologues, il en résulte pour le sympode une dorsiventralité marquée.

Dans le cas où le sympode, dépourvu de branches latérales et de pédicelles floraux, est tout à fait droit, si en même temps l'unique entre-nœud de chaque branche constitutive est court, il simule une tige monopodique à feuilles très rapprochées et l'apparence est tout à fait décevante (*E. buxifolia*, *origanoides*, *levis*, *pycnanthema*, *disticha*, etc.).

Il le fallait bien pour qu'un morphologiste aussi avisé que M. Warming s'y soit laissé tromper. Ce botaniste considère, en effet, la tige de toutes les Euphorbes en question comme monopodique ; sa constitution sympodique lui a échappé. Aussi, à l'exemple d'A. Braun, regarde-t-il ces plantes comme autant d'exemples certains de la disposition distique superposée à divergence $\frac{1}{2}$. Pour lui, la question est seulement de savoir l'origine de cette disposition singulière et par quel mécanisme elle a pu être amenée : si elle provient d'une disposition isolée distique par alternance régulière d'entre-nœuds très courts et longs, comme dans le *Potamogeton densus*, par exemple ; ou si elle procède d'une disposition opposée décussée par torsion d'un quart dans chaque entre-nœud.

La première hypothèse étant inconciliable avec ce fait qu'ici les feuilles homologues ne se superposent que de deux en deux paires et non pas de paire en paire comme dans le *Potamogeton densus*, l'auteur admet la seconde, bien qu'il soit impossible, comme il le reconnaît, de découvrir ici aucune trace des torsions supposées. « Donc, dit-il, malgré l'absence de toute trace de torsions, je n'en dois pas moins admettre que la disposition actuelle résulte précisément de torsions dont les traces auraient disparu dans la suite des temps (1). »

En réalité, ni l'une ni l'autre de ces deux hypothèses n'est acceptable et la chose s'explique, comme il a été dit, tout

(1) *Loc. cit.*, p. 331.

autrement. Mais remarquons que la disposition dont il s'agit pourrait parfaitement exister sur une tige monopodique sans qu'il y eût lieu pour cela de chercher à la faire dériver d'une autre disposition par une hypothèse quelconque. Elle serait alors primitive au même titre que les autres et fournirait seulement un nouvel exemple de ramification verticillée isostique fausse. Il n'en est pas ainsi, on l'a vu, dans le cas actuel.

En résumé, ce que la très grande majorité des *Euphorbia* de la section *Anisophyllum* ont de remarquable, ce n'est pas la disposition même des feuilles, qui y est opposée décussée, suivant la règle, c'est la ramification sympodique de la tige à chaque nœud et surtout la divergence de passage $\frac{1}{2}$. C'est de la coïncidence de ces deux caractères que résulte, ici comme dans les Zygophyllacées étudiées plus haut, l'apparence d'une disposition de feuilles faussement opposée distique.

Il nous reste à examiner les *Mesembrianthemum*. Pour l'objet que nous avons en vue, il y a également, dans ce genre, trois sortes d'espèces.

Dans les unes, la tige est monopodique à ramification latérale et porte des feuilles opposées décussées avec divergence de passage $\frac{1}{4}$. (*M. foliosum*, *curviflorum*, etc.).

Chez d'autres, à chaque nœud, la tige porte deux feuilles inégales, au-dessus desquelles elle avorte ou se termine par une fleur. A l'aisselle de la grande feuille se forme une branche qui produit une paire de feuilles inégales, situées latéralement, avec divergence de passage $\frac{1}{4}$ vers la droite, puis avorte ou se termine par une fleur ; la petite feuille est stérile. Cette branche se place dans le prolongement de la précédente, en rejetant latéralement le pédicelle floral, qui paraît axillaire de la petite feuille. La grande feuille de la branche produit ensuite une nouvelle branche qui porte une paire de feuilles inégales disposée latéralement avec diver-

gence de passage $\frac{1}{4}$ vers la gauche, puis avorte ou se termine par une fleur, tandis que la petite feuille reste stérile. Cette nouvelle branche se place dans le prolongement de la précédente en rejetant le pédicelle floral, qui paraît axillaire de la petite feuille. Les choses continuant indéfiniment de la même manière, il en résulte un sympode droit, le long duquel les paires de feuilles inégales se croisent de telle façon que toutes les grandes feuilles sont situées en deux rangées voisines sur une face, tandis que toutes les petites feuilles, avec les pédicelles floraux qu'elles portent en apparence à leur aisselle, sont en deux autres rangées voisines sur la face opposée; il en résulte pour le sympode une dorsiventralité marquée. Çà et là, une des petites feuilles produit aussi à son aisselle une branche, qui se comporte de la même manière, ce qui ramifie le sympode. En un mot, dans toutes ces espèces, la tige est sympodique à chaque nœud avec feuilles opposées décussées, divergence de passage $\frac{1}{4}$ et antidromie (*M. edule*, *deltoideum*, etc.).

Enfin les espèces, qui, au nombre d'une dizaine, forment la section *Disticha* de Haworth, ont, comme les précédentes, une tige sympodique à chaque nœud avec feuilles opposées décussées, mais la divergence de passage y est chaque fois de $\frac{1}{2}$.

Dans le *M. linguiforme* par exemple, que nous pouvons prendre pour type de ce groupe, à chaque nœud, la tige porte une paire de feuilles inégales et se termine par une fleur. La grande feuille produit à son aisselle une branche ne portant qu'une paire de feuilles inégales, antéro-postérieures, la grande étant en arrière, avec divergence de passage $\frac{1}{2}$ par conséquent, et se termine par une fleur; la petite feuille est stérile. Cette branche se place dans le prolongement de la précédente, et superpose sa paire de feuilles à celle de la précédente, mais faussement, la petite se plaçant au-dessus de la grande et la grande au-dessus de la petite,

tandis que le pédicelle floral rejeté latéralement paraît axillaire de la petite. Puis, la grande feuille de la branche produit à son aisselle une nouvelle branche ne portant qu'une paire de feuilles inégales antéro-postérieures, la grande étant en arrière, avec divergence de passage $\frac{1}{2}$ par conséquent, et se termine par une fleur ; la petite feuille reste stérile. Cette nouvelle branche se place dans le prolongement de la précédente, en superposant sa paire de feuilles, faussement à celle de la précédente, vraiment à celle d'où l'on est parti, et rejetant de côté le pédicelle floral, qui paraît axillaire de la petite feuille. Les choses se poursuivant ainsi, il en résulte un sympode droit, sur les flancs duquel les feuilles sont insérées en paires inégales, toutes superposées, vraiment de deux en deux paires, faussement de paire en paire, de manière à simuler une disposition opposée distique fausse, les grandes feuilles n'ayant en apparence rien à leur aisselle, les petites feuilles portant en apparence un pédicelle floral à leur aisselle. Les grandes feuilles, comme les petites, ont, en outre, leurs deux moitiés inégales ; sur la face supérieure du sympode rampant, les feuilles de chaque paire sont indépendantes, tandis que sur la face inférieure elles sont concrescentes en gaine : d'où, pour le sympode, un dorsiventralité bien accusée.

En résumé, ce que les *Mesembrianthemum* de la section *Disticha* ont de singulier et de caractéristique, ce n'est pas, comme on l'a cru, la disposition des feuilles, qui y est opposée décussée comme dans toutes les autres espèces du genre, c'est le mode de ramification de la tige, qui est sympodique à chaque nœud, et surtout la divergence de passage, qui est chaque fois de $\frac{1}{2}$.

Un examen attentif nous a donc permis de faire disparaître un à un tous les exemples cités par A. Braun à l'appui de la disposition verticillée isostique fausse, dans son expression la plus simple, celle où elle est opposée distique. Parmi ces exemples, quelques-uns rentrent simplement dans

la disposition isolée distique (*Jungermannia conjugata*, *Potamogeton densus*), ou dans la disposition opposée tétrastique (*Loranthus europæus*) ; tous les autres se rattachent à la disposition opposée tétrastique, avec ramification sympodique de la tige à chaque nœud et divergence de passage $\frac{1}{2}$ (genres cités de Zygophyllacées, espèces citées du genre *Euphorbia* et du genre *Mesembrianthemum*). Il n'en surnage qu'un seul, celui des *Porlieria*; encore doit-il être changé de place et introduit, comme il a été dit, dans la catégorie des dispositions verticillées isostiques vraies.

5. *Conclusion.* — Comme conclusion de cette Note, on voit que, si les deux sortes de ramification verticillée isostique se trouvent, en effet, réalisées dans les plantes, chacune sous sa forme la plus simple, celle où elle est opposée distique, les exemples en sont jusqu'à présent très rares et très inégalement répartis entre les deux modes.

La disposition opposée distique vraie, c'est-à-dire avec superposition d'éléments homologues à chaque niveau de ramification, se rencontre : 1° dans les rameaux courts de quelques Algues, appartenant les unes à l'ordre des Phéophycées (*Chætopteris*, *Sphacelaria*), les autres à l'ordre des Floridées (*Euptilota*, *Ptilota*, *Pterota*) ; 2° dans les feuilles de quelques Dicotylédones, appartenant les unes à la sous-classe des Inovulées et à la famille des Viscacées (*Bifaria*, *Heterixia*, *Distichella*), les autres à la sous-classe des Ovulées et à la famille des Zygophyllacées (*Porlieria*).

La disposition opposée distique fausse, c'est-à-dire avec superposition d'éléments homologues seulement de deux en deux paires, ne s'observe que dans les rameaux longs de quelques Algues du groupe des Floridées (*Ptilota*, *Euptilota*, *Pterota*, *Bonnemaisonia*). On n'en connaît pas d'exemple jusqu'ici parmi les plantes feuillées.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Du rôle de l'anatomie pour la distinction des espèces critiques ou litigieuses, par M. P. Parmentier 1
Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses, par M. E. d'Hubert 37
Recherches sur l'absorption et le rejet de l'eau par les graines, par M. H. Coupin 129
Remarques sur la reproduction des Phéosporées et en particulier des *Ectocarpus*, par M. C. Sauvageau 223
Recherches sur les Bactériacées fossiles, par M. B. Renault 275
Sur les deux modes de ramification verticillée isostique chez les êtres vivants, par M. Ph. Van Tieghem 350

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

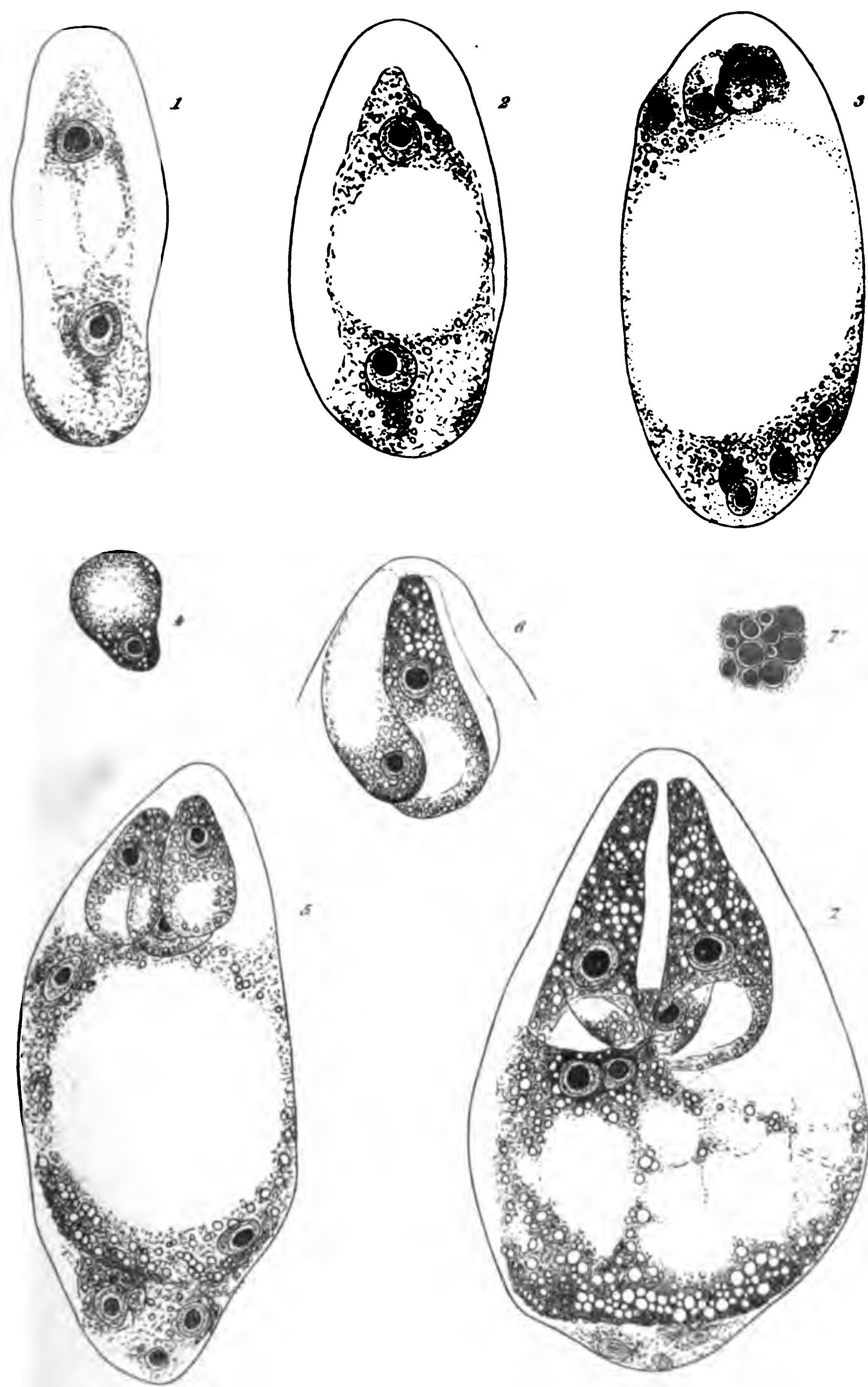
COUPIN (H.) — Recherches sur l'absorption et le rejet de l'eau par les graines 129
HUBERT (E. D'). — Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses 37
PARMENTIER (P.). — Du rôle de l'anatomie pour la détermination des espèces critiques ou litigieuses 1
RENAULT (B.) — Recherches sur les Bactériacées fossiles 275
SAUVAGEAU (C.). — Remarques sur la reproduction des Phéosporées et en particulier des *Ectocarpus* 223
TIEGHEM (PH. VAN). — Sur les deux sortes de ramification verticillée isostique chez les êtres vivants 350

TABLE DES PLANCHES

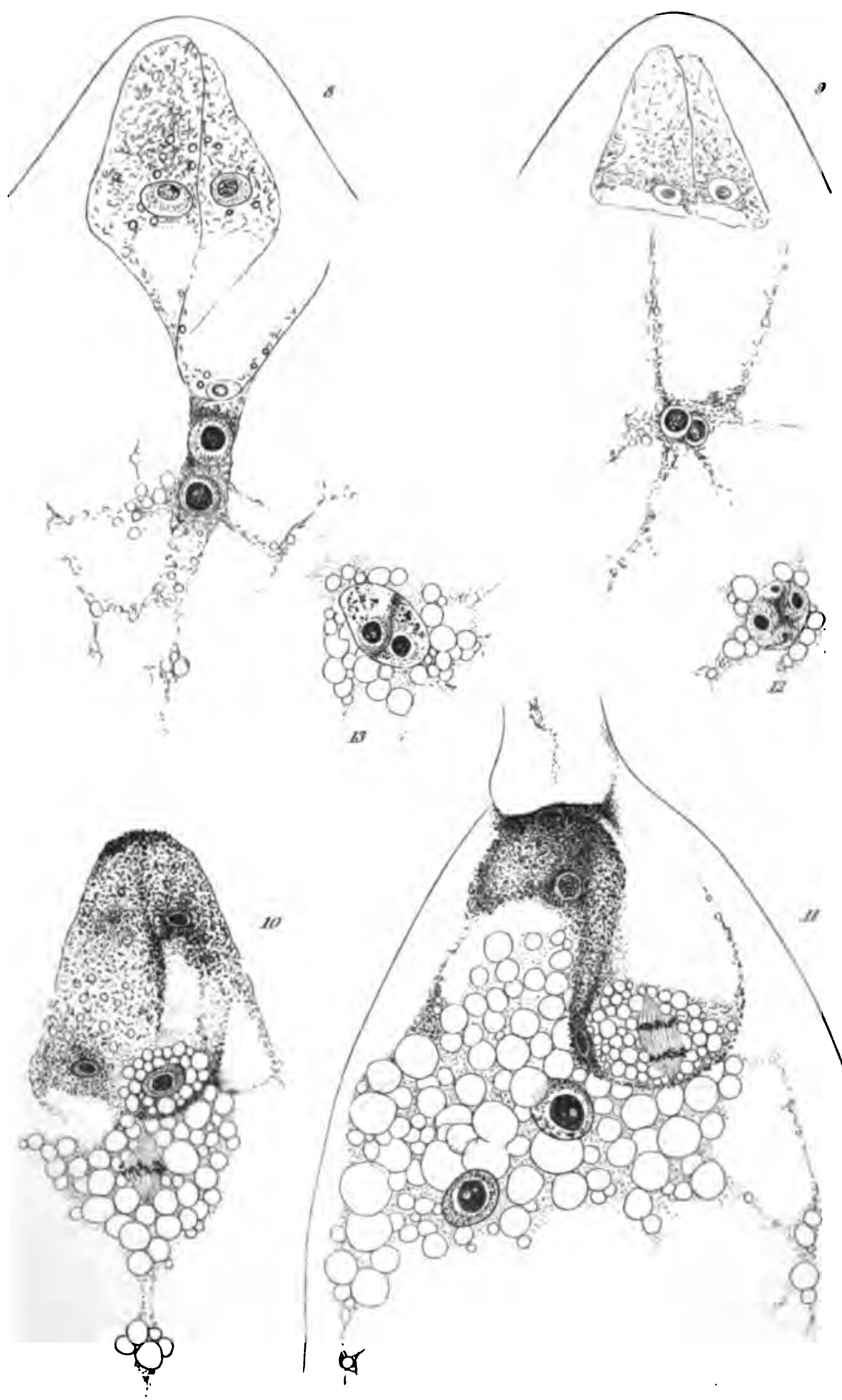
ET DES FIGURES DANS LE TEXTE CONTENUES DANS CE VOLUME

Planches 1 à 3. — Sac embryonnaire des plantes grasses.
Figures dans le texte 1-61. — Sac embryonnaire des plantes grasses.
— — 1-34. — Absorption et rejet de l'eau par les graines.
— — 1-46. — Bactériacées fossiles.

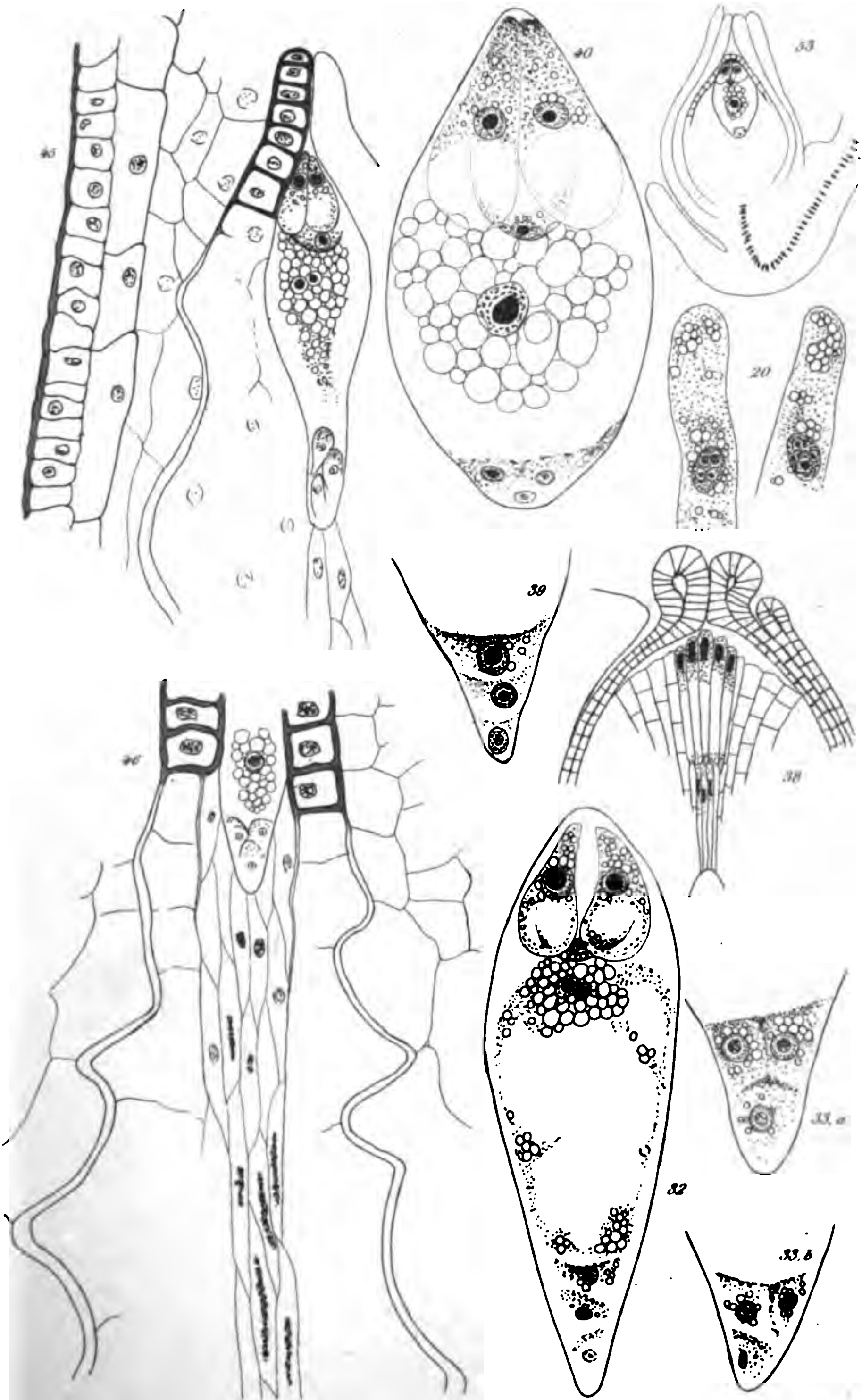
CORBEIL. — Imprimerie ÉD. CRÉTÉ.



E. d'Hubert del. Himely sc.



E. d'Hubert del. *Himely sc.*



E. d'Hubert del.

Himely sc.

63e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. T. II. Nos 1, 2 et 3.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME II. — Nos 1 2 et 3.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1895

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en juin 1896.
Les *Annales des sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. A. MILNE-EDWARDS.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

L'abonnement est fait pour un volume d'environ 300 pages, publié en plusieurs fascicules dans le courant d'une année.

Prix du volume :

Paris : 15 fr. — Départements : 16 fr. — Union postale : 17 fr.
Le tome XXII est publié.

Prix des collections.

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*.
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes.		330 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Du rôle de l'anatomie pour la distinction des espèces critiques ou litigieuses, par M. P. PARMENTIER........................ 1

Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses, par M. E. D'HUBERT.. 37

Recherches sur l'absorption et le rejet de l'eau par les graines, par M. H. COUPIN.. 129

TABLE DES PLANCHES

ET DES FIGURES DANS LE TEXTE CONTENUES DANS CE CAHIER

Planches 1 à 3. — Sac embryonnaire des plantes grasses.

Figures dans le texte 1 à 61. — Sac embryonnaire des plantes grasses.

Figures dans le texte 1 à 34. — Absorption de l'eau par les graines.

1318-95 — CORBEIL. Imprimerie CRÉTÉ.

65e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. T. II. Nos 4, 5 et 6.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME II. — Nos 4, 5 et 6.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN
—
1896

Paris, 30 fr. — Départements et Étranger, 32 fr.
Ce cahier a été publié en novembre 1896.
Les *Annales des sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. A. MILNE-EDWARDS.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

L'abonnement est fait pour un volume d'environ 300 pages, publié en plusieurs fascicules dans le courant d'une année.

Prix du volume :

Paris : 15 fr. — Départements : 16 fr. — Union postale : 17 fr. Le tome XXII est publié.

Prix des collections.

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*.
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
TROISIEME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
SEPTIEME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes.		330 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Remarques sur la reproduction des Phéosporées et en particulier des *Ectocarpus*, par M. C. Sauvageau 223

Recherches sur les Bactériacées fossiles, par M. B. Renault.. 275

Sur les deux sortes de ramification verticillée isostique chez les êtres vivants, par M. Ph. Van Tieghem.................... 350

Table des matières contenues dans le tome II..................... 372

Table des articles par noms d'auteurs............................ 372

Table des planches et figures dans le texte contenues dans le tome II.. 372

TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE CONTENUES DANS CE CAHIER

Figures dans le texte 1 à 46. — Bactériacées fossiles.

[illegible]

